



TITLE:

# カブラハバチ属3種個体群の比較生態学的研究( Dissertation\_全文 )

AUTHOR(S):

長坂, 幸吉

---

CITATION:

長坂, 幸吉. カブラハバチ属3種個体群の比較生態学的研究. 京都大学, 1993, 博士(農学)

ISSUE DATE:

1993-05-24

URL:

<https://doi.org/10.11501/3092142>

RIGHT:

9

カブラハバチ属 3 種 個 体 群 の  
比 較 生 態 学 的 研 究

1993

長坂幸吉

# 目 次

第1章 序論	1
第2章 対象種と調査地	
1節 生活史の概要	10
2節 寄主植物	12
3節 飼育方法	13
4節 調査地	14
第3章 食草選択と生息場所の時間的空間的分布パターン	
1節 はじめに	17
2節 方法	18
3節 結果	
① 野外での利用食草	21
② 生息場所環境の選択	24
a 成虫の食草探索場所	
b 産卵場所の光条件	
c 植物生育場所の光条件	
③ 植物への産卵の可否	28
a 産卵に好適な植物発育段階	
b 植物間での産卵適性の違い	
④ 植物間での幼虫発育適性の違い	30
⑤ 生息場所の時間的空間的分布パターン	33
4節 考察	35

## 第4章 個体群の時間的空間的変動パターン

1節	はじめに	38
2節	方法	39
3節	結果	
①	幼虫の時間的空間的分布パターン	41
②	食草の消長	41
③	微生息場所の温度環境の利用	44
④	3種間の競争の影響	47
⑤	寄生圧の影響	47
⑥	捕食者の影響	50
4節	考察	50

## 第5章 世代時間と世代数

1節	はじめに	54
2節	方法	55
3節	結果	
①	異なった温度での生存率	57
②	発育に要する日数	59
a	卵と幼虫	
b	前蛹・蛹	
③	発育零点と有効積算温度	62
④	成虫の寿命	66
⑤	微生息場所の温度環境	66
⑥	微生息場所の有効積算温量と推定世代数	66
4節	考察	69



第6章	成虫の移動分散様式	
1節	はじめに	72
2節	方法	73
3節	結果	
①	成虫の発生消長	76
②	成虫の移動距離	79
③	両性間での動きの違い	79
④	種間での動きの違い	82
⑤	令による動きの違い	83
4節	考察	83
第7章	休眠の実態と生態的意義	
1節	はじめに	88
2節	方法	89
3節	結果	
①	野外での休眠の有無	91
②	微生息場所の日長条件	91
③	休眠誘起の温度日長条件	91
④	休眠個体の前蛹・蛹期間	96
⑤	野外での夏眠期間	96
4節	考察	96
第8章	総合考察	101
要約		108
謝辞		112
引用文献		113

## 第1章 序論

昆虫の生活様式は生息場所をその繁殖により効率的に利用できるように進化してきたと考えられる (Elton, 1949; Southwood, 1987)。昆虫の生活様式には、世代時間・世代数や、移動性、休眠性、食物選択、増殖・死亡過程、競争回避、天敵回避、配偶行動、性比など様々な側面がある。中でも、世代数や移動性、休眠性は生活様式の基本的側面とみなされてきた。一方、生息場所の環境要因も様々で、温度、光、水といった物理的・気候的要因や、食物、同種他個体、競争者、天敵といった生物的要因がある。これらの環境要因は常に一定の状態にあるわけではなく、それぞれが季節的にも変動し、場所的にも異なっている。そのため、昆虫が生息場所で有効に利用できる資源は時間的・空間的に変動している。この利用可能な資源の変動パターンに対応して、昆虫の生活様式は発達してきたのだろう (Fretwell, 1972; Wiens, 1984; Price, 1984)。本研究では植食性昆虫の生活様式の基本的側面の成立を野外個体群を通して探ろうとした。そこで、まず、これまでに試みられてきたこの問題に関連する個体群生態学的アプローチを再検討してみることにする。

昆虫の生活様式と生息場所の関係は、 $r-K$ 選択論を代表とする生活史戦略論議 (MacArthur and Wilson, 1967; Pianka, 1970; Southwood, 1977; Greenslade, 1983) の中で1970年代に盛んに検討されてきた。 $r-K$ 選択論は密度依存要因が自然選択の主要因であると仮定して築かれ、低密度下で増殖率 $r$ を大きくするように選択されてきた種を $r$ 戦略者、環境収容力付近の高密度で資源を有効に利

用するように選択されてきた種をK戦略者とし、r戦略者は不安定な一時的な生息場所に住むことになるので高い増殖率や高い移動性を持つと考えられ、一方K戦略者は安定した永続的な生息場所を占め、競争に強く、増殖率・移動性は低いものと考えられた (Southwood et al., 1974)。この戦略論はそれまでに収集された博物学的知見と直感的に合致したので、昆虫の生活様式の一般化に一見成功したかに思われ、多くの実証的研究を導いてきた。しかしながら、この戦略論には仮定にも結論にも大きな問題点が指摘されており (e.g., Stearns, 1976; 1977; Wiens, 1977; Grant, 1986)、現在ではこの議論で生活様式の進化的究極要因を探ることはできないと評価されている (Futuyma, 1986)。もともとr-K選択論の様な単純なモデルは考えるべき重要な問題点を明白にすることこそが本来の効用である。ここで指摘された問題点を解決し、欠けていた視点を加えることによって、生活様式の理解をより深めていくことが大切だと思われる。すなわち、実際の生息場所にみられる多様な環境要因の時間的空間的変動、特に利用可能な資源の変動を明確にし、それと結び付けて生活様式の基本的な側面を総合的に検討していくことの必要性が示唆されていたはずである。ところが、1980年代にはいると野外個体群を材料として生活様式と生息場所の関係を正面からとらえようとする研究は急速に減少し、この問題の解決はなされていないままである。本研究は、この10年間の空白の時間をうめる試みであると位置づけることができる。

生活様式の成立ちを理解するためには、昆虫の生息場所を明確にした上で、生息場所を構成する各環境要因と生活様式の各側面との関係



を比較検討する必要がある。まず、昆虫の生息場所は利用可能な資源を中心に理解することが大切である (e. g., Denno and McClure, 1983; Wiens, 1984; Price, 1984; Lawton, 1984)。気候的要因は生息場所を包含する群集の制限要因となって資源の利用可能性に影響を与える。植食性昆虫にとっては植物が食物資源となるが、その中でも植物側の物理的・化学的な防衛を乗り越えて利用することができる部位や、天敵から逃れられる植物種や植物部位が実際に利用可能な資源となる。そして、植食性昆虫にとっての利用可能な資源の量は、時間的にも空間的にも大きく変動するものである。こうした資源の変動は昆虫の様々な生活様式の側面に影響を及ぼしていると考えられるので、特に明確にしておく必要がある。実際問題としては、資源すなわち利用可能な植物体の定量は非常に困難であるが、植物の消長や質的变化のデータを基に変動のパターン認識をすることは可能であり、それでも有効な予測を与えるものと考えられる (e. g., Price, 1984)。

この利用可能な資源は生息場所の各種環境要因を実際に測定するとともに昆虫の生理的生態的要求を明らかにして初めて正しく認識できるものと思われる。しかしながら、それを実行した研究は意外に少ない。例えば、温度や光条件といったときには、百葉箱の気温や定性的な傾向を問題にした研究がほとんどで、実際の微生息場所環境にどの範囲の温度や光条件が存在し、そのうちのどの範囲を昆虫が利用しているのかを測定した研究は決して多くはない。同様に食物資源に関しても、1970年代までは、食植性昆虫にとっては緑の部分全体が資源であるという (HSS仮説、Hairston et al., 1960) 間違った認識がまかり通っていた。そのためか、生息場所にどんな食草がどれだ

けあり、昆虫はそのうちのどれを利用することができ、実際にどの程度利用したのか明確にした研究も僅かである。それ故、昆虫の利用可能な環境の時間的空間的変動をおさえて生活様式を検討した研究は少ない (e.g., Ohsaki, 1979; 1980, Rausher, 1981; Ohsaki and Sato, 印刷中)。

一方、昆虫の生活史は、大別すると繁殖と発育、移動、休眠の4つの基本的構成要素から成り立っている (Tauber and Tauber, 1981; Tauber et al., 1986)。そして、これらの構成要素は相互に密接な関係を持ちながら、生息場所の変動にうまく対処していると考えられる。例えば、好適な生息場所あるいは利用可能な資源の存在様式は、繁殖や発育の特性に大きな影響を及ぼすものと考えられる。特に、発育期間や世代数は生息場所の好適な期間をより有効に利用できるように決定されているだろう (正木, 1981)。また、発育零点や有効積算温度などの発育の温度への反応も生息場所の温度環境をより有効に利用できるよう対応していくのであろう。しかし、これまでこの問題は季節適応の課題として生理的側面にのみ注目した実験的な研究で検討されているだけで、実際の野外の生息場所環境との関連から検討されることはほとんどなかった。

不適な生息場所環境から逃れるために、多くの昆虫は移動性あるいは休眠性をもっている。移動分散に関してはこれまで害虫の侵入・定着・移出過程 (e.g., 久野, 1968; Taylor, 1977) や長距離移動の解明 (e.g., Kishimoto, 1965; Baker, 1969; Waloff, 1972)、資源集中化仮説の検証 (e.g., Root, 1973; Bach, 1980; Risch, 1981; Kareiva, 1982)、ランダムな拡散を仮定した場合の動きの解



析法 (久野, 1968; Inoue, 1978; Okubo, 1980; Turchin, 1991)、最適なパッチ間移動 (e.g., Hamilton and May, 1977; Comins, 1980; Kuno, 1981) などをテーマとした多くの研究がある。休眠に関しても、休眠の生理機構の解明 (e.g., Danilevsky, 1960; Tauber et al., 1986; Danks, 1987 等の中で紹介されている多くの例) や、休眠を中心とする季節適応 (e.g., Cohen, 1970; Masaki, 1978; Roff, 1980; 1983; Sota, 1985) など膨大な研究がある。これらの研究により、移動性と休眠性を探るためのアプローチが確立されるとともに、移動と休眠が生息場所の変動に対処するための基本的な戦略であることが、それぞれ別々に検証されてきた。しかし、移動と休眠の生態的意義はともに不適な生息場所を逃れ、好適な生息場所にたどり着くことにある。例えば、不適な生息場所環境に対して、空間的に回避することによって、繁殖も発育もうまくいくのであれば、移動をするだろう。同じ不適な環境を時間的にやり過ごすことによって、繁殖と発育のタイミングを生息場所に同調できるのであれば、休眠をするだろう。どちらでも避け得る場合には、残せる子孫が多くなるような方法が選択されるであろう。このように、移動と休眠は生息場所の時間的空間的分布に応じて選択される代替戦略と考えることができる (e.g., Southwood, 1977; Dingle, 1978a)。

したがって、移動性と休眠性の発達は、生息場所の変動への対処方法としての有効性を両者で比較することによって、より明確に理解できると思われる。ところが、そうした研究は僅かな実験例があるのみであり (e.g., Dingle, 1978b; Solbreck, 1978; Vepsäläinen, 1978)、実際の生息場所環境と関連させてこれらの代替戦略を比較し

た野外研究は皆無といってよい。その背景には、移動と休眠を理解するための適切な空間スケールが野外個体群動態の研究で認識されていなかったこと、あるいは認識されていても非常に扱いにくかったことがあげられる。昆虫にとっての生息場所の不均質性は、時間的には昆虫の世代時間と関係し、空間的には日常生活範囲と関連している (e.g., Southwood et al., 1974; Southwood, 1977; Stearns, 1981)。このうち空間的不均質性の問題は、地域個体群間の比較という形での扱いはある (e.g., Ohgushi and Sawada, 1981; Ayi, 1991) が、相互に関係の無い個体群間の比較であったため、現在のところ1個体群内の時間的動態の解明にとどまっている。昆虫の生活様式は複数の地域個体群の集積としてイメージされるものなので、日常生活範囲をいくつも含むような空間スケールすなわち移動範囲を問題にする必要がある。この空間スケールを明らかにするためには、逆説的だが移動分散の調査を欠くことはできない。ところが一般に昆虫の移動分散性の調査は難しく、移動範囲はもとより日常生活範囲を明らかにすることさえ困難である。その困難を解決するには、標識再捕法による直接的な情報に加えて、様々な空間スケールでの個体数や性比、令構成の経時的変化などの間接的な情報を生息場所の環境条件と結び付けて、昆虫の動きを総合的に検討することが有効であろう。このように、昆虫の生活様式、特に、移動性と休眠性を理解するためには、前もって個体群動態の情報を得ておくことが不可欠である。しかも、移動範囲と想定される広い空間の中で生息場所の様々な環境と結び付けながら個体数の時間的空間的変動様式を明らかにする必要がある。



以上論じたように、昆虫の生活様式の基本的側面を明らかにするためには、移動範囲内の複数の隣接した生息場所での環境の時間的空間的変動パターン、特に利用可能な資源の分布パターンと結び付けて、個体群の分布パターンを明らかにした上で、生活様式の基本的特性を検討してみるとともに、生息場所の変動に対処するための代替戦略と考えられる移動性と休眠性を相互に関連づけながら比較検討することが必要である。

さらに、生活様式を進化させた究極要因を推察するには、生息場所のどの環境要因がその種の特性と結びつくのかを比較検討してみることが必要である。1つの特性だけを見た場合、それを説明できる要因は複数有り得るだろうが、生活様式の様々な側面を総合的に問題にした場合、包括的かつ合理的に説明できる要因は絞られるであろう。このとき、さらに近縁種間の比較を加えることが有効である。近縁種間での生活様式の違いを明らかにし、それらの違いを統一的に説明できる究極要因を考察することによって、問題とした近縁種の分化を進めた要因、さらには昆虫の生活様式の進化を理解できると思われる。

植食性昆虫の場合、生活様式を進化には利用している植物との相互関係が注目されている。そこでは、従来から昆虫に対する植物の化学的防御物質とそれを乗り越え植物を利用する昆虫との間の軍拡競争が強調されてきた (e.g., Ehrlich and Raven, 1964; Feeny, 1976; Berenbaum, 1986)。その一方で、近年では昆虫の食草利用に対する天敵の役割がクローズアップされ (e.g., Gilbert and Singer, 1975; Lawton, 1978; Bernays and Graham, 1988)、さらには植物・植食性昆虫・天敵の3栄養段階の相互作用にまで話が及ん



でいる (e.g., Price et al., 1980; Dicke and Sabelis, 1988; Turlings et al., 1990)。しかし、軍拡競争や天敵の効果も生息場所の時間的空間的不均質性や他の環境要因を考慮して初めて評価できる。そして、食草選択はそれ自体が独立に進化してきたものではなく、生活様式の他の様々な側面と相互に結び付きながら変化してきたものであることは論をまたない。以上のように、生活様式を進化させてきた究極要因を探るには、種間比較を通して究極要因を推定し、生活様式の様々な側面を相互に結び付けながら、適応論的に解釈してみる作業が有効と考えられる。

本研究では以上のような個体群生態学的アプローチから植食性昆虫の生活様式とその生息場所の関係を探っていこうとした。そこで、アブラナ科植物を食草とする3種の近縁なハバチ、ニホンカブラハバチ、カブラハバチ、セグロカブラハバチを材料として選んだ。ニホンカブラハバチは年2世代、カブラハバチとセグロカブラハバチは年5~6世代を繰り返すといわれている (Abe, 1988)。また、3種のうちニホンカブラハバチとカブラハバチの2種はアブラナ科栽培種の害虫として知られており、これらを防除する上で生活様式の解明は不可欠である。しかし、同所的に存在する近縁のハバチの間でなぜ化性が違うのか、あるいは食性に違いはあるのかといった生態に関わる基本的問題点はまだ解明されていない。3種のハバチはアブラナ科植物という比較的身近な植物を利用し、しかも体長は幼虫で約2 cm、成虫で約1 cmと手ごろな大きさであり、野外個体群の研究にも室内実験にも好適な材料である。また、これら3種の近縁種は同所的に似通った植物を利用するので、種間比較を通して生活様式の特徴を浮き立たせること

ができる。さらには食草であるアブラナ科植物は様々な場所で様々な生活様式をみせているので、近縁なハバチがどんな時間的空間的存在様式の食物資源を利用し、どのような生活様式を確立したのか興味あるところである。

そこで、京都市北郊の山間部から平野部に至る広い地域で3種の生活様式の基本的側面を生息場所環境と結び付けて調べた。第3章では、各ハバチの餌資源の特性を明らかにするために、ハバチの食性幅を検討した。第4章では、3種のハバチの時間的空間的分布とその規定要因を述べ、第5章では、ハバチの世代期間と世代数の検討から、不適な生息場所環境から逃れるために何等かの対処をする必要があることを示した。第6章では不適な環境からの空間的回避手段である移動について、第7章では時間的回避手段である休眠について調べた。これらの結果を踏まえ、第8章の総合考察では依存食草の利用可能性の時間的空間的分布パターンとの対応関係から3種のハバチの生活様式の成立を論じた。

## 第2章 対象種と調査地

### 1節 生活史の概要

材料は、ニホンカブラハバチ (*Athalia japonica* (Klug))、カブラハバチ (*Athalia rosae ruficornis* Jakovlev)、セグロカブラハバチ (*Athalia infumata* (Marlatt)) の3種で、ともに膜翅目 (Hymenoptera)、広腰亜目 (Symphyta)、ハバチ科 (Tenthredinidae)、カブラハバチ属 (*Athalia*) に属す。カブラハバチ属は8つの種群 (Group) に分けられているが、3種はいずれも Rosae 種群 (Group of rosae) に分類される近縁種である (Benson, 1962)。

3種のハバチはともにアブラナ科植物を食草として (奥谷, 1967)、旧世界に分布している。ニホンカブラハバチは日本、樺太、朝鮮半島、中国、台湾に分布し、カブラハバチは日本、朝鮮半島、中国、台湾に分布し、セグロカブラハバチは日本と樺太に分布しており (Abe, 1988)、日本付近でのみ3種の分布は重なっている。

生活史概要は以下の通りである。卵は葉の裏側の葉縁から0.5～1.0cm離れたところに、雌成虫の鋸状の産卵管によって葉組織中に一卵ずつ産み込まれる。産卵直後の小さな卵は葉組織から水分を吸収して1mmくらいの大きさになる。孵化した1令幼虫は葉組織から抜け出し、葉を外側から摂食して、雄は5令、雌は6令まで成長する。終令幼虫は摂食せずに土に潜って、土を体の周りに固めた土繭をつくる。土繭は土の表面に近いところに作るようである。この繭の中で前蛹・蛹を経て成虫となる。休眠は前蛹の段階でおこる (Abe, 1988)。



成虫の形態は3種でよく似ており、ともに体長 6~11mmで、触角と頭部及び翅は黒色、腹部はだいたい色である。胸部と脚にはだいたい色に黒色が混じる種特有のカラーパターンがみられる。胸部は、ニホンカブラハバチでは小楯板を除く後胸背と第一腹背節が黒く、カブラハバチでは中胸楯板の後半及び小楯板を除く後胸背が黒く、セグロカブラハバチでは中後胸背と第一腹背節が全て黒い。後脚には節にリング状に黒色の部分があり、このカラーパターンは安定した形質であるため、種同定の鍵となっている。ニホンカブラハバチでは腿節の末端とけい節の外側及び末端が黒色である。カブラハバチでは腿節の末端は黒くなくだいたい色であり、けい節は末端だけが黒色である。セグロカブラハバチでは腿節の末端は黒くなくだいたい色であり、けい節の外側及び末端は黒色である。(Abe, 1988)

幼虫は1~2令では灰色、それ以降は藍色がかった黒色になる。3令以降の幼虫は肉眼でもよくわかる種特有の形態的特徴をもっている。ニホンカブラハバチは胸部背面に肉突起を持ち、セグロカブラハバチは体側に黒い斑点を持ち、カブラハバチはそのいずれをも持たない。また、土に潜る終令は藍色であり、他の令期の幼虫とは容易に見分けがつく。

天敵は僅かながら記録がある。ニホンカブラハバチとセグロカブラハバチには捕食寄生者として *Perilampus ?aeneus* Rossi (Hymenoptera: Perilampidae) (Abe, 1988) が記録されている。また、カブラハバチには捕食寄生者として *Perilissus athaliae* Uchida (Hymenoptera: Ichneumonidae) (Uchida, 1936)、*Perilampus aeneus* Rossi (Hymenoptera: Perilampidae) (Saringer,

1984 ) 、 *Perilampus italicus* F. ( Boselli, 1932 ) 、  
*Vibrissina turrita* Meig. (Diptera: Tachinidae) ( Nagasaka,  
1988 ) 、 幼虫の捕食者として *Dinorhynchus dybowskyi* Jakovlev  
(Hemiptera: Pentatomidae) (Yasumatu and Watanabe, 1965) が  
記録されている。これら天敵の生態はほとんどわかっていない。

なお、以下の記述では、ニホンカブラハバチをニホン、カブラハバチをカブラ、セグロカブラハバチをセグロと略す。

## 2節 寄主植物

3種のハバチはともにアブラナ科植物 (Cruciferae) を寄主植物としている (Benson, 1962; 奥谷, 1967; Abe, 1988) 。調査地域とした京都市左京区一帯 (4節) には様々な栽培種および野生種が存在した。ハバチの発生時期には、栽培種ではダイコン (*Raphanus sativus* var. *hortensis* Backer) 、カブ (*Brassica campestris* subsp. *rapa* Hook et Anders.) 、ハクサイ (*Brassica pekinensis* var. *amplexicaulis* subvar. *Pe-tsai* Kitam.) 、キャベツ (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) をはじめ、カブナ類 (*B. chinensis* L. var. *Komatsuna* Matsum. et Nakai) 、タイサイ (*B. japonica* Sieb var. *japonica* Schulz) 等種々のものが作付されていた。野生種ではイヌガラシ (*Rorippa indica* (L.) Hieron.) 、ワサビ (*Wasabia japonica* (Miq.) Matsum.) 、タネツケバナ属のヒロハコンロンソウ (*Cardamine appendiculata* Fr. et Sav.) やオオバタネツケバナ (*C. scutata* Thunb.) 、タネツケバナ (*C. flexuosa* With.) 、また、ハタザオ属のハクサンハタザオ (*Arabis gemmifera*



(Matsum.) Makino)、スズシロソウ (*A. flagellosa* Miq.) 等が自生していた。オランダガラシ (*Nasturtium officinale* R. Br.) は近年になって河川に侵入してきた。

### 3節 飼育方法

ハバチの飼育は以下のような手順で行った。

A. 採卵： 野外から採集してきた成虫、あるいは幼虫期に野外から採集して室内で羽化させた成虫を  $34 \times 34 \times 30 \text{ cm}^3$  の透明アクリル製容器の中に入れて、 $20^\circ\text{C}$  あるいは  $25^\circ\text{C}$  の恒温条件で、ダイコンやカブ、オランダガラシなどの産卵用植物に産卵させた。ダイコンとカブは、直径約  $7 \text{ cm}$  のビニール製植木鉢に播種し、生育して本葉が5～6枚になった時期に用いた。オランダガラシは野外から採集し、水の入った瓶にさして用いた。飼育容器の中にはハチミツと水を綿にしみこませて入れておいた。産卵用植物は1～2日毎に交換し、ハチミツと水は適宜補給した。

B. 卵： 卵は植物の中に産み込まれたままの状態で  $200 \text{ cc}$  の円形プラスチック容器の中に植物ごと入れて恒温室で飼育した。

C. 幼虫： 孵化して一日以内の幼虫を  $200 \text{ cc}$  の円形プラスチック容器に植物の葉とともにに入れて前蛹になるまで恒温室で飼育した。1容器当たりの個体数は12頭以内とした。幼虫は1～2日ごとに植物の葉を満たした新しい容器に移し変えた。この条件で飼育したときには、餌不足はまったく起こらなかった。終令になると土の中に潜るので、最後の脱皮後24時間以内に営蔵材（細砂）を約  $2 \text{ cm}$  以上敷いた  $200 \text{ cc}$  の容器に1頭ずつ入れて営蔵させた。

D. 繭（前蛹・蛹）： 営繭後3～7日の間に繭以外の砂を取り除いた。繭は200ccの容器に入れたまま羽化するまで恒温室で飼育した。

E. 成虫： 成虫を1頭ずつ200ccの円形プラスチック容器の中に入れ、水とハチミツを綿にしみ込ませて与えた。この飼育条件で飛翔することはできる。しかし、産卵用植物を入れてないために雌成虫は産卵はできない。また、1頭ずつ入れてあるので交尾もできない。

#### 4節 調査地

調査地域はハバチの移動と休眠を理解するための適切な空間スケールを想定して、京都市北郊の南北約13km東西約7kmの範囲に設定した（図1）。この調査地域は標高約75mの京都盆地平野部から標高約620mの北山山系までを含み、標高によって平野部、山間部、中間部の大きく3つの地域に分けることができた。標高約100mに位置する地域を平野部とし、岩倉（H）や一乗寺（I）に調査地を設けた。ここではダイコンやカブ、キャベツなどの栽培種が春と秋に大規模に栽培されていた。標高約600mに位置する地域を山間部とし、花背（A）と百井（B）に調査地を設けた。この地域では林縁に囲まれて点在する小さな畑でダイコンやカブなどの栽培種が一年中栽培されたほか、谷間の小川にはヒロハコンロンソウやワサビなどの野生種が自生していた。また、平野部と山間部の中間に位置する標高約150mから350mの地域を中間部とし、貴船（C）、鞍馬（D）、静原（E）、大原（F）、修学院（G）に調査地を設けた。この環境

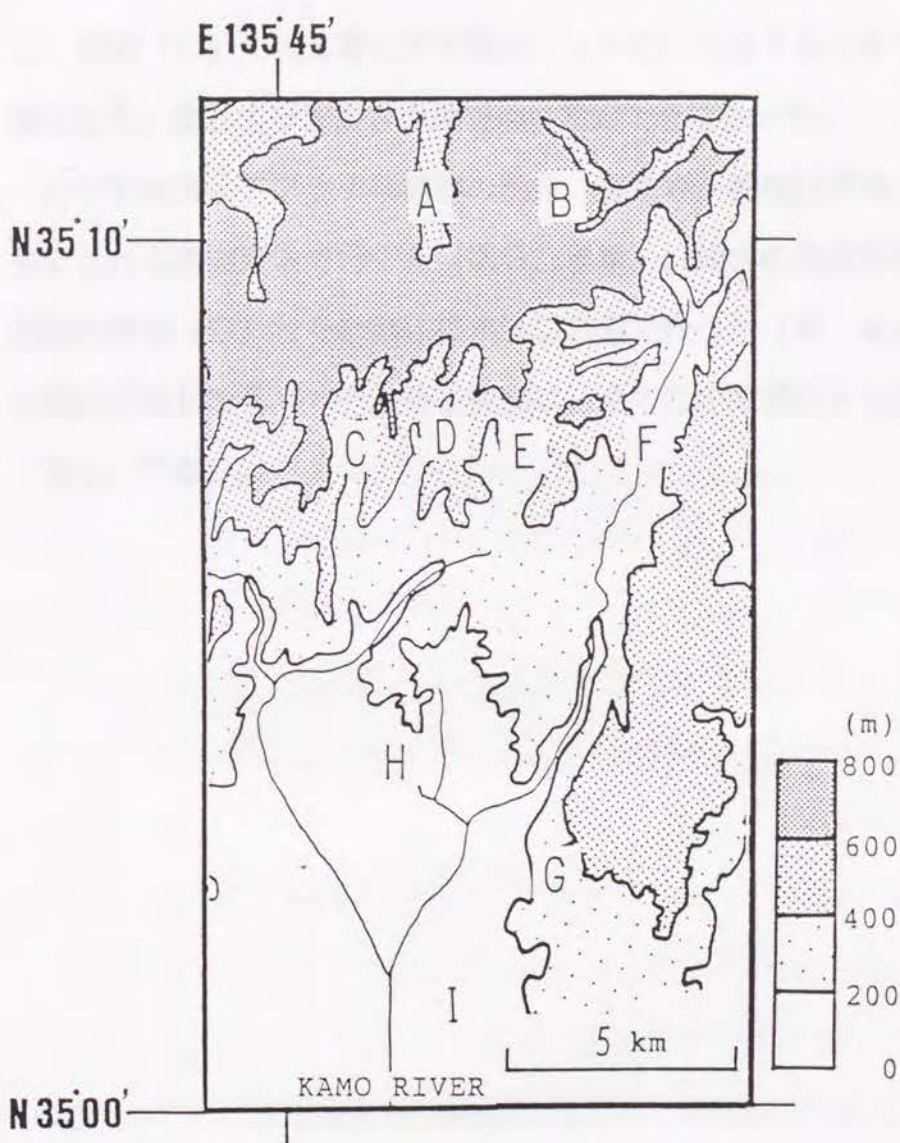


図1 調査地域略図。調査地域の中には9カ所の調査地点があり、標高によって3つの地域に分けた。山間部：A ( $40000\text{m}^2$ )、B ( $22500\text{m}^2$ )、中間部：C ( $300\text{m}^2$ )、D ( $1800\text{m}^2$ )、E ( $99000\text{m}^2$ )、F ( $60000\text{m}^2$ )、G ( $6250\text{m}^2$ )、平野部：H ( $125000\text{m}^2$ )、I ( $1500\text{m}^2$ )。



は山間部と平野部の中間である。個々の調査地の広さは、ハバチ成虫の日常生活範囲を想定して、15～50のアブラナ科植物群落（アブラナ科栽培種の畑や野生種の群落）が含まれるように設定した。但し、貴船（C）では2種の野生種がパッチ状に点在するのみで、栽培種はなく、まとまった広さの調査地は設定できなかった。

ハバチ幼虫とアブラナ科植物の消長、寄生者、物理的環境の調査は主にこれらの調査地で行った（第3、4章）。成虫の標識再捕は、中間部の鞍馬（D）とその南に接する二の瀬で行った（第6章）。飼育実験の材料となるハバチと寄主植物は、全てこの地域内から採集した（第5、7章）。

### 第3章 食草選択と生息場所の時間的空間的分布パターン

#### 1節 はじめに

植食性昆虫の生活様式の成立ちは食草の生活史と密接な関係があるものと考えられる (Strong et al., 1984; Howe and Westley, 1988)。昆虫は多くの場合限られた植物種群を利用しているが、近縁種間でも利用している植物種は微妙に異なり、利用している植物種の種数、すなわち食性幅も異なる (e.g., Ohsaki, 1979; Johnson, 1981; Futuyma and Wasserman, 1982; Thompson, 1988)。また、自種にとって好適な植物を全て利用しているわけでもなく、好適でない植物をまったく利用していないわけでもない (e.g., Via, 1984; Futuyma and Peterson, 1985; Hare, 1990; Ohsaki and Sato, 印刷中)。したがって、昆虫の生活様式を理解するためには、実際の野外ではどの植物をどのように利用しているのか、きめ細かに検討し、植物の資源としての特性を理解しておくことが肝要である。

昆虫が食草を選択する際には多段階にわたる生理的行動的過程が存在している (Ahmad, 1983)。実際に野外である植物を利用するに至るまでには、①生活史の時間的調節によって植物の出現時期に同調し、②成虫が植物の生える生息場所にやってきて、③植物が生えている微生息場所環境を選択し、④植物を選択して産卵を行い、⑤植物で幼虫が発育できることなどの段階を経ることが必要である。

これらの段階の内、植物との直接的関係がみられるのは、③～⑤の段階であり、これまでも盛んに検討されてきた。中でも発育適性

(⑤) は食草選択に最も重要であると考えられてきた (e. g., Feeny, 1976; Coley et al., 1985; Horton et al., 1988; Via, 1990)。そして、産卵植物選択 (③④) はこの発育適性に大きく左右されているという (e. g., Rausher, 1980; Via, 1986; Singer et al., 1988)。一方、①と②の段階はそれぞれ昆虫の休眠性と移動性という生活史の別の重要な側面と密接に関与しており章を改めて論じたい (6、7章参照)。

この章では、カブラハバチ属3種の食性を明らかにするために、各ハバチによる野外でのアブラナ科各植物の利用状況を詳しく調査した。また、食草選択過程でのハバチと植物の対応関係を、成虫の生息場所の環境選択 (③) と、各植物での成虫産卵適性 (④)、各植物での幼虫発育適性 (⑤) といった直接的な関わりがみられる段階について検討した。そして、ハバチ3種の主要食草を特定し、植物の消長のデータをあわせて、その資源としての特性を明らかにした。

## 2節 方法

3種の食性幅を明らかにするために、1986年と1989年の4月から12月までの間、月2～3回の割合で調査地 (図1) の中にある全てのアブラナ科群落で、群落に含まれる植物の株数、および群落の面積を調べ、植物一群落当り栽培種では50株、野生種では100株を目安に選び、各株毎にハバチの種名と令期と個体数を記録した。年間の各植物上の推定個体数は、群落毎に調査株数と総株数の比例計算から幼虫数を推定し、全群落、全調査回の推定幼虫数を足し合わせ



て求めた。

さらに、3種の食草選好の特徴を明確にするため、3種のハバチの成虫が発生し始める春に限って幼虫の利用食草を各植物の構成比が明瞭に異なる3つの調査地で比較した。調査地Aでは、栽培種、イヌガラシ、タネツケバナ属、ワサビ、ハタザオ属など様々な食草が豊富に存在し、3種のハバチがその選好性にしたがって自由に食草を選べる状況にあった。一方、調査地Dには栽培種は豊富にあったもののタネツケバナ属やハタザオ属はなく、イヌガラシやワサビも僅かであった。調査地Hには野生種はほとんど存在しなかった。これらの場所での1989年の5月と6月の計4回の個体数調査の結果から食草の選好性を検討した。

成虫が食草探索をする場所の特徴を知るために、鞍馬と二の瀬（図14）において、1987年4月から11月の晴天の日ほぼ毎日朝から夕方まで様々な場所で成虫の捕獲をした（6章参照）。

成虫の産卵場所の光条件を知るために、実際に卵や若令幼虫が存在した場所の明るさと植物が生えている場所の明るさ（ $E$ ）を照度計で測定した。このとき開けた場所の明るさ（ $O$ ）も同時に測り、開けた場所に対するハバチや食草の存在場所の相対照度を求めた。この相対照度の絶対値  $|\log(E/O)|$  は値が大きくなるほど暗い場所であることを示すので、日陰度と呼ぶことにする。日陰度は、例えば直射日光の当たる場所では0、木陰では1、林床の下草の下では2以下となる。ハバチの存在場所の日陰度は、ニホンハバチは主に栽培種とタネツケバナ属で、他の2種は主に栽培種で測定できた。ハバチの卵あるいは若令幼虫が存在した場所の日陰度と植物が存在する場所の日陰度を

比較してハバチと各植物の結び付きを検討した。

雌成虫の産卵が可能な植物発育段階を明らかにするために、開花前あるいは開花後の植物のどちらかを入れたアクリル製容器 ( $34 \times 34 \times 30 \text{ cm}^3$ ) 内に4～12頭の雌成虫を放し、 $20^\circ\text{C}$ の恒温条件で1～2日間産卵させた。供試虫は羽化後4日から10日のニホン雌成虫を用いた。産卵植物として、開花後まで野外でみられる代表的な野生種であるイヌガラシ、ヒロハコンロンソウ、オオバタネツケバナ、ワサビを各々3～4株ずつ鉢植え（直径7cm、プラスチック製）にして用いた。そして、1雌・1日当たり産卵数を開花前の植物と開花後の植物で比較した。

各植物の産卵植物としての適性を調べるために、若い葉をつけた3～4本の開花前の植物を1種ずつ用いて、先と同様な実験を3種全てについて行った。産卵植物として、栽培種ではダイコン、カブ、キャベツ、野生種ではイヌガラシ、タネツケバナ、オオバタネツケバナ、ヒロハコンロンソウ、ワサビ、スズシロソウ、ハクサンハタザオ、オランダガラシを用いた。栽培種は植木鉢に播種し、本葉が5～6枚になったときに用いた。野生種は秋に採集して植木鉢に植えておいたものを用いて、春に実験した。

各植物での幼虫の発育適性を明らかにするために、 $20^\circ\text{C}$ の恒温条件で16時間日長あるいは12時間日長（ニホンの一部）で幼虫にアブラナ科の11種の植物の葉を与えて飼育し、幼虫の生存率、発育期間（ $d$ ）、最終令の重量（ $w$ ）を調べた。データ解析には雌のデータだけを用いた。発育期間と重量から成長率（ $w/d$ ）を計算した。幼虫に与えた餌植物は基本的には4月から7月に野外あるいは京大実験



圃場で採集したものを用いた。

### 3節 結果

#### ① 野外での利用食草

3種のハバチはダイコン、カブなどの栽培種をよく利用する点では共通していた（図2）。しかし、野生種の利用には種特異的な特徴があり、ニホンだけがタネツケバナ属を利用し、しかもどこでも食い尽くすほど利用した。ニホンは、また、ワサビやイヌガラシも利用していた。セグロはイヌガラシをどの季節にもしばしば利用していた。一方、カブラは、まれにイヌガラシを利用するほかは、野生種はほとんど利用しなかった。アブラナ科植物の中で、3種がともにまったく利用しなかった植物は、栽培種ではキャベツ、野生種ではハタザオ属の植物であった。なお、中間部の河川にはオランダガラシが最近になって侵入してきたが、3種はともにこれをよく利用した。

植物が一斉に新葉を展開し始める春に限って利用食草をみると、ほとんど栽培種しかない調査地では3種はともに栽培種を利用していた。しかし、様々な植物が豊富にある調査地では利用した主な食草は異なっていた。ニホンはタネツケバナ属を、カブラは栽培種を、セグロはイヌガラシを主に利用した（表1）。

これらの結果は各ハバチが選好する食草は基本的には異なっており、その食草が僅かしかない場合に限って、別の食草を利用したことを示している。したがって、ニホンはタネツケバナ属、カブラは栽培種、セグロはイヌガラシを主要食草としていると考えられる。

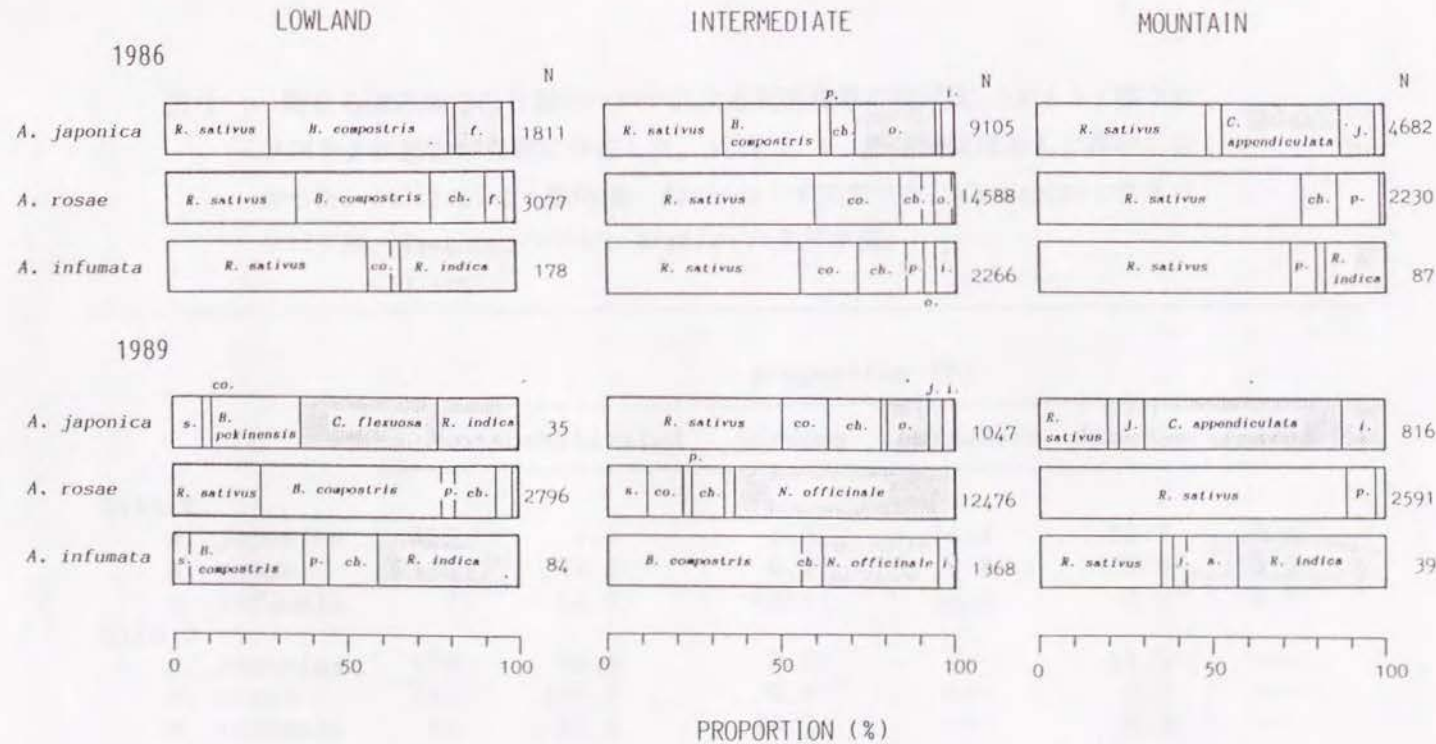


図2 ハバチ幼虫が利用した食草の構成比。白抜き部分は栽培種、影の部分は野生種を示している。 *s*: *R. sativus* タイコン、*co*: *B. compestris* カブ *ch*: *B. chinensis* カブナ、*p*: *B. pekinensis* ハクサイ、*f*: *C. flexuosa* タネツケバナ、*a*: *C. appendiculata* ヒロハコンロンソウ、*i*: *R. indica* イヌガラシ、*o*: *N. officinale* オランダガラシ、*j*: *W. japonica* ワサビ。

表1 異なる調査地での3種のハバチによる利用食草の構成比。site A:様々なアブラナ科植物が豊富に存在した。site D, H:野生種はほとんど存在しなかった。cultivated:栽培種、*Rorippa*:イヌガラシ、*Cardamine*:タネツケバナ属、*Wasabia*:ワサビ、*Arabis*:ハタザオ属。

		proportion (%)				
	<i>N</i>	<i>cultivated</i>	<i>Rorippa</i>	<i>Cardamine</i>	<i>Wasabia</i>	<i>Arabis</i>
Site A						
<i>A. japonica</i>	539	1.9	8.0	76.4	13.7	0.0
<i>A. rosae</i>	116	99.1	0.9	0.0	0.0	0.0
<i>A. infumata</i>	7	14.3	71.4	14.3	0.0	0.0
Site D						
<i>A. japonica</i>	170	86.4	0.0	---	13.5	---
<i>A. rosae</i>	342	100.0	0.0	---	0.0	---
<i>A. infumata</i>	24	83.3	16.7	---	0.0	---
Site H						
<i>A. japonica</i>	1	100.0	0.0	---	---	---
<i>A. rosae</i>	202	99.0	1.0	---	---	---
<i>A. infumata</i>	5	100.0	0.0	---	---	---



## ② 生息場所環境の選択

### a 成虫の食草探索場所

ニホンの強く選好するタネツケバナ属がない場所での成虫の捕獲場所は、ニホンとカブラの大部分が栽培種の群落上だったのに対し、セグロはイヌガラシや雑草の生える攪乱地であった（表2）。

### b 産卵場所の光条件

様々な植物でのハバチの卵あるいは若令幼虫の存在した場所の光条件を3種間で比較すると、ニホンは日陰度1以上の完全な日陰を産卵場所を選んでいたのであるのに対し、カブラとセグロは日陰度が1以下の日向に近いところを選んでいたのである（図3）。

### c 植物生育場所の光条件

ダイコン、カブといった栽培種と野生種オランダガラシはほとんどが日向で群落を形成していた（図4）。イヌガラシとオオバタネツケバナ、ヒロハコンロンソウは日向にも日陰にも存在した。このうち、イヌガラシは日向により多く存在し、他の草と混じり合ながら疎らに生えることが多かった。一方、オオバタネツケバナとヒロハコンロンソウは日陰により多く存在し、しかも密生した群落を作っていたので、その群落内部には完全な日陰ができた。ワサビとハクサンハタザオ、スズシロソウの群落はほとんど日陰のみに存在した。特にハタザオ属の植物は林床の下草に完全に覆われていた。

表2 成虫捕獲場所の植生。図13の調査地で成虫の捕獲を繰り返した結果。この調査地にはタネツケバナ属の植物はほとんどなかった。 Cultivated crucifers : 栽培種、 *Cardamine* & *Wasabia* : タネツケバナ属およびワサビ、 *R. indica* : イヌガラシ、 Non-crucifers : アブラナ科以外の植物、 Non-plants : 植物以外。

			% adults captured at					
			<i>N</i>	cultivated crucifers	<i>Cardamine</i> & <i>Wasabia</i>	<i>R. indica</i>	non- crucifers	non- plants
<i>A. japonica</i>	male	3609	90.2%	1.8%	2.3%	5.4%	0.3%	
	female	1726	82.3	1.0	4.1	12.1	0.5	
<i>A. rosae</i>	male	2044	95.4	0.0	1.5	2.9	0.2	
	female	515	90.9	0.0	0.4	8.3	0.4	
<i>A. infumata</i>	male	611	25.5	0.9	13.4	60.2	0.0	
	female	228	23.6	1.3	17.3	55.7	2.1	

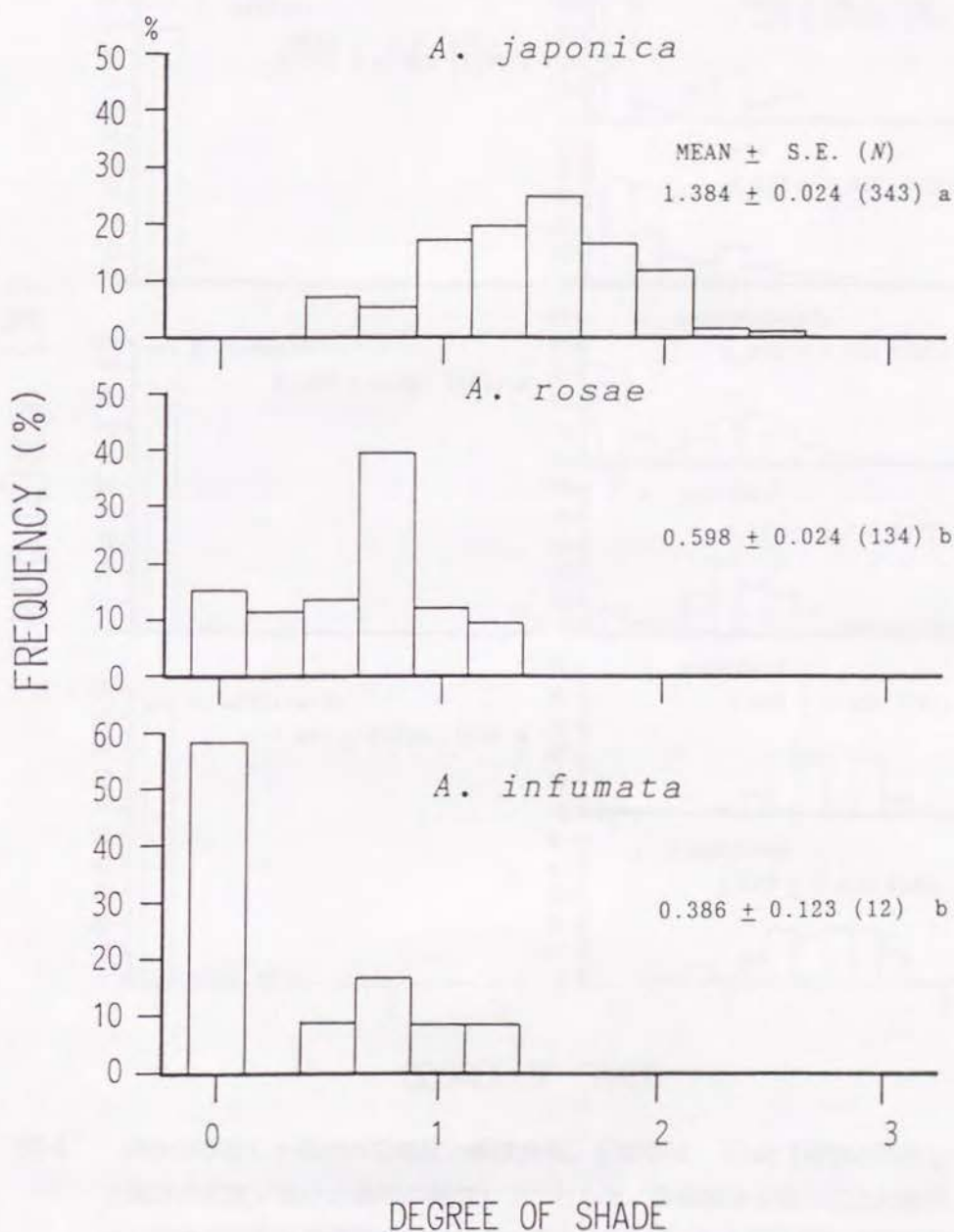


図3 卵あるいは若令幼虫の存在した場所の日陰度の頻度分布。日陰度は  $|\log$  (ハバチの存在した場所の照度/開けた場所の照度) | とした。各頻度分布図の右上の数字は日陰度の平均と標準誤差。同じアルファベットのついた平均値は有意に差があるとは言えない ( $P < 0.05$ 、ダンカン多重範囲検定)。

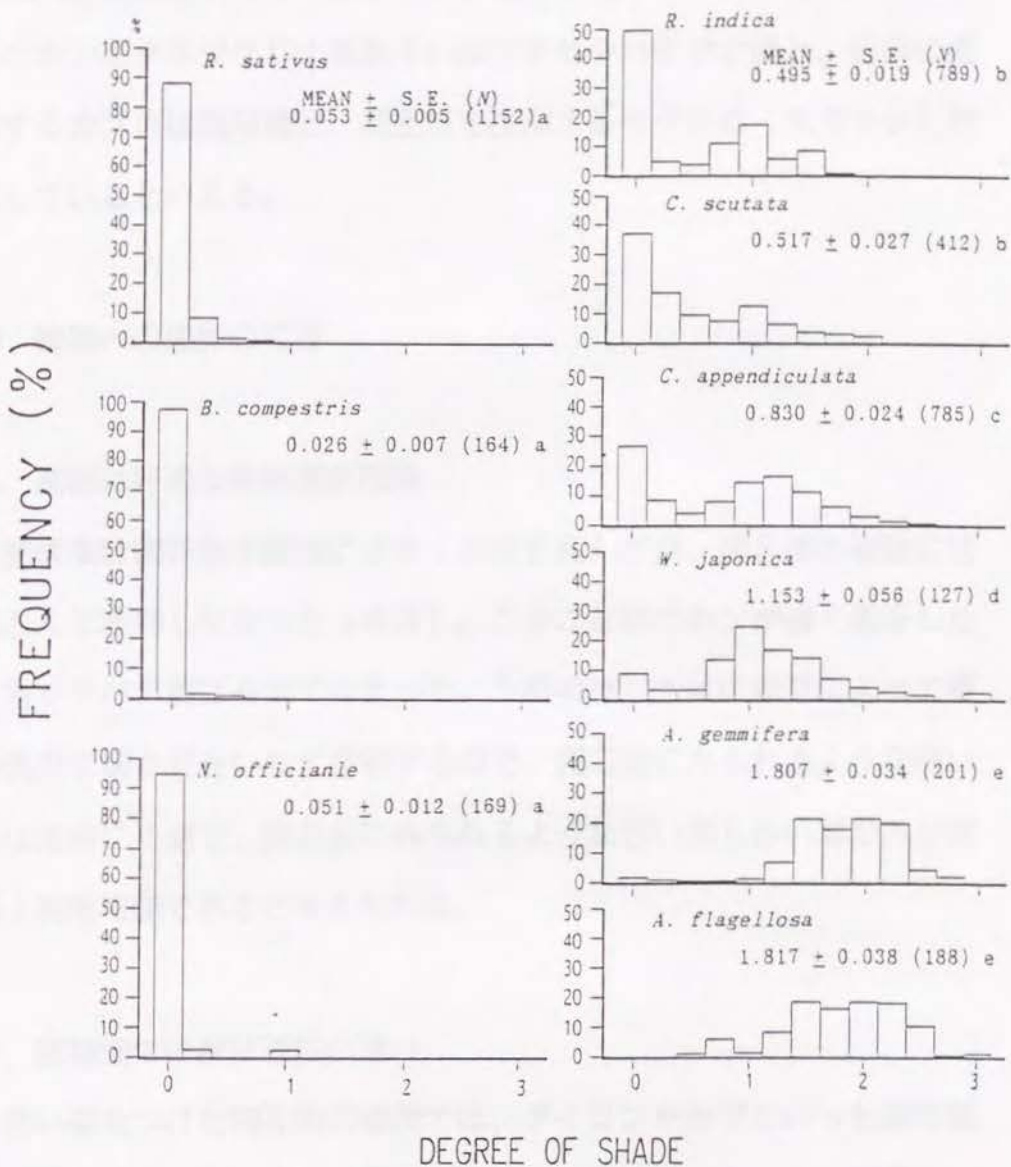


図4 植物が存在した場所の日陰度の頻度分布。日陰度は  $|\log(\text{植物の存在した場所の照度}/\text{開けた場所の照度})|$  とした。各頻度分布図の右上の数字は日陰度の平均と標準誤差。同じアルファベットのついた平均値は有意に差があるとは言えない ( $P < 0.05$ , ダンカン多重範囲検定)。*R. sativus* タイコン、*B. compestris* カブ、*N. officinale* オランダガラシ、*R. indica* イヌガラシ、*C. scutata* オオバタネツケバナ、*C. appendiculata* ヒロハコンロンソウ、*W. japonica* ワサビ、*A. gemmifera* ハクサンハタザオ、*A. flagellosa* スズシロソウ。



成虫の食草探索場所の植生と産卵場所の光条件から、日陰に産卵するニホンハタネツケバナ属あるいはワサビやハタザオ属と、日向に産卵するカブラは栽培種と、攪乱地を探索するセグロハタネツケバナと対応しているといえる。

### ③ 植物への産卵の可否

#### a 産卵に好適な植物発育段階

雌成虫は開花前の植物には多くの卵を産んだが、開花後の植物にはほとんど産卵しなかった（表3）。このことはニホンハタネツケバナ属にも当てはまった。3種のハバチは産卵管によって葉の表皮に切り目をいれて産卵するので、開花後にみられるような硬い葉は産卵に不適で、開花前にみられるような若い柔らかい葉のみが実際上利用可能であると考えられる。

#### b 植物間での産卵適性の違い

若い葉をつけた開花前の植物では、ダイコンやカブといった栽培種とイヌガラシ、オオハタネツケバナ、ヒロハコンロンソウ、オランダガラシといった野生種で産卵数が多かった（表4）。すなわち、3種全て、あるいはいずれかが利用した植物はハバチの産卵にとって好適であった。

一方、キャベツとワサビ、ハタザオ属では3種とも産卵数は少なかった（表4）。特に、3種の雌成虫にキャベツの本葉を与え飼育容器に1週間閉じ込めておいても、キャベツの本葉にはまったく産卵し

表3 産卵に好適な植物発育段階。ニホン雌成虫の20℃での日当り産卵数を開花前の植物と開花後の植物との間で比較した。\*印で分けられた平均値は有意に異なっている ( $P < 0.05$ ,  $t$ 検定)。 *R. sativus* : ダイコン、 *B. compestris* : カブ、 *R. indica* : イヌガラシ、 *C. appendiculata* ヒロハコンロンソウ、 *C. scutata* オオバタネツケバナ、 *W. japonica* : ワサビ。

	No. eggs/day/female, mean±S.E. (N)	
	before flowering	after flowering
<i>R. indica</i>	6.79±2.42 (9)	* 0.13±0.12 (7)
<i>C. appendiculata</i>	6.94±0.92 (5)	* 0.72±0.29 (10)
<i>C. scutata</i>	8.06±1.00 (6)	* 0.01±0.01 (4)
<i>W. japonica</i>	2.11±0.29 (10)	* 0.45±0.36 (8)

表4 植物間での産卵適性の違い。20℃での若い葉への日当り産卵数を比較した。但し、\*のついたデータは20℃でのデータがないため25℃でのデータを示した。 *B. oleracea* キャベツ、 *R. sativus* ダイコン、 *B. compestris* カブ、 *R. indica* イヌガラシ、 *C. appendiculata* ヒロハコンロンソウ、 *C. scutata* オオバタネツケバナ、 *C. flexuosa* タネツケバナ、 *W. japonica* ワサビ、 *A. flagellosa* スズシロソウ、 *A. gemmifera* ハクサンハタザオ、 *N. officinale* オランダガラシ。 *B. oleracea*(cotyledon) はキャベツの子葉。同じアルファベットのついた平均値間には有意な差があるとはいえない ( $P < 0.05$ , ダンカン多重範囲検定)。

	No. eggs/day/female, mean±S.E. (N)		
	<i>A. japonica</i>	<i>A. rosae</i>	<i>A. infumata</i>
<i>B. oleracea</i>	0.00±0.00 (8) -	0.00±0.00 (10) -	0.00±0.00 (6) -
<i>B. oleracea</i> (cotyledon)	3.06±1.34 (9) b	5.39±2.42 (5) a	2.07±0.90 (3) bc
<i>R. sativus</i>	8.43±0.80 (17) a	8.88±0.83 (13) a	6.79±0.78 (7) a
<i>B. compestris</i>	6.43±1.05 (13) a	8.00±0.84 (10) a	6.09±0.80 (11) a
<i>R. indica</i>	6.79±2.42 (9) a	7.62±1.64 (8) a	---
<i>C. appendiculata</i>	6.94±0.92 (5) a	---	5.29±0.54 (2) ab
<i>C. scutata</i>	8.06±1.00 (6) a	6.48±1.46 (5) a	5.28±1.98 (3) ab
<i>C. flexuosa</i>	7.10±0.96 (7) a	6.64±0.87 (8) a	4.29±0.51 (14) ab
<i>W. japonica</i>	2.11±0.29 (10) b	0.34±0.17 (8) b	1.00±1.00 (3) c
<i>A. flagellosa</i>	0.30±0.16 (9) b	0.00±0.00 (5) -	0.12±0.08 (4) c
<i>A. gemmifera</i>	1.97±0.84 (9) b	1.46±1.08 (4) b	1.07±0.44 (4) c
<i>N. officinale</i>	9.50±0.79 (7) a	11.30±0.61 (32)*	7.79±0.90 (9)*

なかった。キャベツの子葉には産卵したので、本葉は葉が硬くて、産卵のための切れ込みをいれられないことが問題となって産卵できなかったものと考えられる。一方、ワサビとハタザオ属では、葉の硬さが問題とはなっておらず、雌成虫は他の要因のために産卵植物としては避けている可能性がある。

#### ④ 植物間での幼虫の発育適性の違い

各植物種での幼虫の発育適性を、生存率と成長率から検討した。ダイコン、カブ、ハクサイといった栽培種やイヌガラシ、オオバタネツケバナ、ヒロハコンロンソウ、オランダガラシといった野生種は、どの種にとっても生存率が高く（表5）、発育も速く、体重も重くなる生長率の良い植物であった（表6）。しかし、栽培種の中ではキャベツは生存率が低かった。キャベツを3令以降の幼虫に食べさせたときには生存率も高く体重も重くなるので、葉が硬いために若令幼虫の食いつきが悪いことが原因となって、不適な植物となっていた。

ワサビはニホンにとっては生存率が高いものの、成長率は悪かった（表5、6）。カブラとセグロにとっては生存率も成長率もともに悪い不適な植物であった。

ハタザオ属はどの種にとっても生存率も生長率も低かった（表5、6）。死亡は幼虫期全体を通して徐々に起こった。

以上のように、各ハバチが利用した食草は実験的には幼虫の発育に好適な植物であった。一方、3種のハバチ全てに利用されていない植物は不適であった。但し、ワサビはニホンに限って生存率のみ高く、ニホンに利用されることがあった。



表5 植物間での幼虫生存率の違い。 *B. oleracea* キャベツ、*R. sativus* ダイコン、*B. compestris* カブ、*B. pekinensis* ハクサイ、*R. indica* イヌガラシ、*C. appendiculata* ヒロハコンロンソウ、*C. scutata* オオバタネツケバナ、*C. flexuosa* タネツケバナ、*W. japonica* ワサビ、*A. flagellosa* スズシロソウ、*A. gemmifera* ハクサンハタザオ、*N. officinale* オランダガラシ。 *B. oleracea*\* は2令まではダイコンあるいはカブで、3令以降をキャベツで飼育した。

	Survival rate % (N)		
	<i>A. japonica</i>	<i>A. rosae</i>	<i>A. infumata</i>
<i>B. oleracea</i>	34.9(86)	22.7(67)	2.5(121)
<i>B. oleracea</i> *	81.3(96)	95.5(67)	83.3(6)
<i>R. sativus</i>	84.3(497)	83.9(348)	87.5(128)
<i>B. compestris</i>	88.5(381)	90.7(208)	89.2(93)
<i>B. pekinensis</i>	87.5(32)	83.6(73)	77.1(48)
<i>R. indica</i>	84.4(96)	98.1(53)	85.9(71)
<i>C. appendiculata</i>	83.7(153)	72.5(102)	77.0(100)
<i>C. scutata</i>	87.7(138)	80.6(31)	85.7(35)
<i>W. japonica</i>	89.3(103)	45.0(60)	57.9(38)
<i>A. flagellosa</i>	58.1(74)	47.2(36)	---
<i>A. gemmifera</i>	45.1(195)	2.6(115)	66.7(78)
<i>N. officinale</i>	70.6(51)	79.3(29)	---



表6 植物間での幼虫(雌のみ)の発育日数、終令体重、成長率の違い。 *B. oleracea* キャベツ、*R. sativus* ダイコン、*B. compestris* カブ、*B. pekinensis* ハクサイ、*R. indica* イヌガラシ、*C. appendiculata* ヒロハコンロンソウ、*C. scutata* オオバタネツケバナ、*C. flexuosa* タネツケバナ、*W. japonica* ワサビ、*A. flagellosa* スズシロソウ、*A. gemmifera* ハクサンハタザオ、*N. officinale* オランダガラシ。*B. oleracea\** は2令まではダイコンあるいはカブで、3令以降をキャベツで飼育した。同じアルファベットのついた平均値間には有意な差があるとはいえない ( $P < 0.05$ , ダuncan多重範囲検定)。

FEMALE

sawfly species	mean $\pm$ S.E. (N)		
plant species	duration of larvae (days)	weight (mg)	growth rate (mg/day)
<i>A. japonica</i>			
<i>B. oleracea</i>	20.0 $\pm$ 0.82(10) cde	37.2 $\pm$ 2.85(10)e	1.89 $\pm$ 0.165(10)c
<i>B. oleracea*</i>	---	42.8 $\pm$ 1.20(33)de	---
<i>R. sativus</i>	22.3 $\pm$ 0.38(193)bc	54.5 $\pm$ 1.27(56)ab	2.65 $\pm$ 0.146(41)ab
<i>B. compestris</i>	22.0 $\pm$ 0.27(87) bc	57.7 $\pm$ 1.26(46)a	2.78 $\pm$ 0.047(46)a
<i>B. pekinensis</i>	18.8 $\pm$ 0.65(12) cde	46.5 $\pm$ 3.04(10)cd	2.41 $\pm$ 0.119(10)b
<i>R. indica</i>	19.8 $\pm$ 0.14(25) de	54.8 $\pm$ 0.61(25)ab	2.78 $\pm$ 0.038(25)a
<i>C. appendiculata</i>	20.3 $\pm$ 0.46(29) cde	50.6 $\pm$ 1.16(29)bc	2.50 $\pm$ 0.051(29)ab
<i>C. scutata</i>	17.6 $\pm$ 0.24(37) e	42.3 $\pm$ 1.85(37)cd	2.39 $\pm$ 0.092(37)b
<i>W. japonica</i>	21.3 $\pm$ 0.41(50) cd	40.3 $\pm$ 1.33(50)de	1.91 $\pm$ 0.068(50)c
<i>A. flagellosa</i>	24.7 $\pm$ 0.84(7) b	35.2 $\pm$ 0.51(7) e	1.44 $\pm$ 0.078(7) d
<i>A. gemmifera</i>	28.5 $\pm$ 0.87(44) a	29.1 $\pm$ 0.50(44)f	1.06 $\pm$ 0.035(44)e
<i>N. officinale</i>	---	57.7 $\pm$ 12.25(2)a	---
<i>A. rosae</i>			
<i>B. oleracea</i>	14.3 $\pm$ 0.60(13) b	47.6 $\pm$ 2.41(13)bcd	3.32 $\pm$ 0.142(13)b
<i>B. oleracea*</i>	---	42.0 $\pm$ 0.95(27)d	---
<i>R. sativus</i>	13.6 $\pm$ 0.23(102)bc	54.7 $\pm$ 1.25(98)a	3.95 $\pm$ 0.101(97)ab
<i>B. compestris</i>	13.1 $\pm$ 0.15(83) bc	52.7 $\pm$ 1.01(83)ab	4.08 $\pm$ 0.092(83)a
<i>B. pekinensis</i>	12.2 $\pm$ 0.35(26) c	50.5 $\pm$ 1.56(26)abc	4.22 $\pm$ 0.170(26)a
<i>R. indica</i>	13.2 $\pm$ 0.24(34) b	50.0 $\pm$ 0.74(32)abc	3.89 $\pm$ 0.098(32)ab
<i>C. appendiculata</i>	14.7 $\pm$ 0.34(38) b	48.8 $\pm$ 1.08(38)abcd	3.37 $\pm$ 0.093(38)ab
<i>C. scutata</i>	13.2 $\pm$ 0.39(17) bc	48.4 $\pm$ 1.08(17)abcd	3.74 $\pm$ 0.165(17)ab
<i>W. japonica</i>	18.3 $\pm$ 1.25(4) a	44.8 $\pm$ 2.14(4) cd	2.50 $\pm$ 0.237(4) c
<i>A. flagellosa</i>	---	20.1 $\pm$ 1.10(7) e	---
<i>A. gemmifera</i>	---	---	---
<i>N. officinale</i>	---	47.9 $\pm$ 1.67(13)abcd	---
<i>A. infumata</i>			
<i>B. oleracea</i>	---	42.2 $\pm$ 0.85(2) a	---
<i>B. oleracea*</i>	---	29.7 $\pm$ 2.63(5) b	---
<i>R. sativus</i>	14.0 $\pm$ 0.22(93)ef	39.3 $\pm$ 0.96(57)a	2.89 $\pm$ 0.067(57)a
<i>B. compestris</i>	15.9 $\pm$ 0.22(56)c	39.6 $\pm$ 1.19(34)a	2.58 $\pm$ 0.084(34)ab
<i>B. pekinensis</i>	13.3 $\pm$ 0.24(9) f	37.2 $\pm$ 1.18(25)a	2.76 $\pm$ 0.113(9) ab
<i>R. indica</i>	14.4 $\pm$ 0.36(29)def	41.9 $\pm$ 1.45(38)a	2.84 $\pm$ 0.117(29)a
<i>C. appendiculata</i>	15.4 $\pm$ 0.45(27)cd	37.4 $\pm$ 0.38(26)a	2.47 $\pm$ 0.082(26)b
<i>C. scutata</i>	15.0 $\pm$ 0.19(11)cde	41.4 $\pm$ 1.58(22)a	2.48 $\pm$ 0.129(11)b
<i>W. japonica</i>	20.7 $\pm$ 0.56(13)a	29.4 $\pm$ 1.38(13)b	1.44 $\pm$ 0.087(13)c
<i>A. flagellosa</i>	---	27.6 $\pm$ 0.66(3) b	---
<i>A. gemmifera</i>	18.6 $\pm$ 0.30(29)b	28.8 $\pm$ 0.96(27)b	1.55 $\pm$ 0.063(24)c
<i>N. officinale</i>	---	---	---

#### ⑤ 生息場所の時間的空間的分布パターン

ニホンが選好したタネツケバナ属の植物は、どの調査地でも夏に量的に減少するものの春から秋まで存在した(図5)。これらの植物は春に新葉を展開し、花をつけた後、夏になると枯れるか、古い葉をつけたまま過ごした。そして、夏の終わりに再度成長し始めた。雌成虫は新葉に産卵するので、タネツケバナ属は春と秋には利用可能だが、夏には利用できなかった。

カブラが選好した栽培種は春から秋まで周期的に植え付けがなされた(図5)。一年中栽培種が存在した調査地もあったが、いくつかの調査地では真夏になると栽培種がなくなることがあった。つまり、どの季節でもいずれかの生息場所に存在するものの、その量は生息場所単位で激変した。そして、成虫の産卵対象となる播種後間もない植物は非常に一時的な資源といえた。

セグロが選好したイヌガラシはどの調査地にも春から秋まで存在した(図5)。しかし、量的には栽培種ほど多くはなく、またどの調査地でも株数の変動が非常に激しかった。イヌガラシは度重なる攪乱に対して、短い周期で新葉を展開し、花を咲かせ、世代を繰り返していた。したがって、イヌガラシはどの季節どの生息場所にも存在するものの、全体量は限られており、成虫の産卵対象となる新葉は特に一時的な資源であった。

ニホンによってのみ利用されたワサビは、山間部の谷川に生え、一年中存在した(図5)。新葉の展開は春と秋に限られ、夏には古い葉をつけていた。

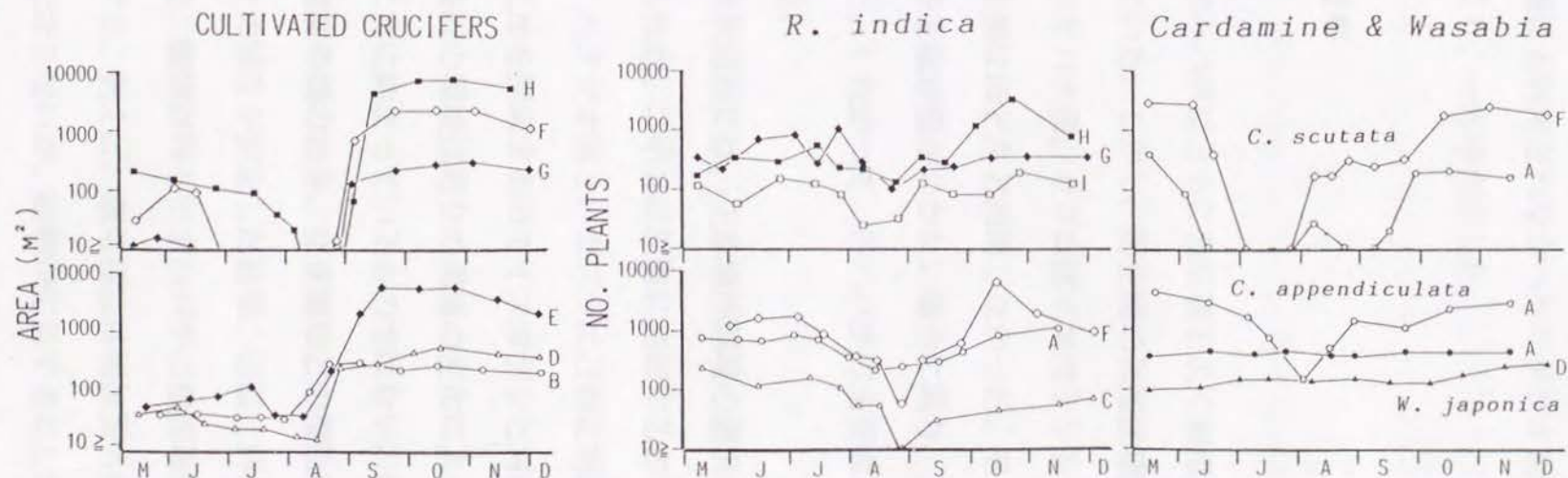


図5 各食草群の各調査地での季節消長。 Cultivated crucifers : 栽培種、*R. indica* : イヌガラシ、*Cardamine* : タネツケバナ属。アルファベットは調査地を示す(図1)。



どの種にも利用されなかったハタザオ属の植物は林床に絨毯状の群落をつくり、一年中存在した。

#### 4節 考察

3種のハバチはともに栽培種をよく利用し、食草の利用幅は大きく重なっていた。しかし、野生種の利用は種間で異なっており、ニホンはタネツケバナ属、セグロはイヌガラシをしばしば利用したが、カブラは野生種はほとんど利用しなかった。そして、ニホンとセグロはこれらの野生種が僅かしかない場合に限り、栽培種や他の野生種を利用していた。したがって、各ハバチの主要食草は異なっているものと予想される。

食草選択過程には、生息場所環境の選択の段階で3種間に大きな違いがみられた。ニホンは日陰に産卵するのでタネツケバナ属あるいはワサビ、ハタザオ属と、カブラは日向に産卵するので栽培種と、セグロは攪乱地を探索するのでイヌガラシと対応していた。しかし、植物の生育場所の環境は周りの環境の変化によってばらついており、ある枠の中に常に納まっているものではない。例えば、イヌガラシは基本的には道端や畑のわき、空き地などの攪乱地に生えているが、時間がたち周りの植生が安定した結果、日陰で群落をつくっていることがある。また、植物が作り出すハバチの産卵場所環境も植物の生長とともに変化する。例えば、栽培種は播種後間もないころは植物体の下でも日陰とはならないが、植物が生長するにしたがって密な群落が形成され、内部に日陰ができるようになる。このように、産卵場所として日

陰が得られる場合に限り、ニホンタネツケバナ属以外の植物を利用することがあった。一方、栽培種とイヌガラシの生育場所は隣合っていることもしばしばあり、カブラとセグロは両植物を利用できる機会があったと考えられる。

各植物での産卵適性と発育適性は3種で似通っていた。これらの段階では、栽培種ではキャベツ、野生種ではワサビとハタザオ属が不適だった。キャベツは葉が硬いことが成虫の産卵にも幼虫の発育にも問題となった。ハタザオ属とワサビでは幼虫の生存あるいは発育が問題となっており、成虫の産卵も少なかった。但し、ワサビではニホンに限って生存率が高かった。

これら3つの過程で不適な段階が1つでも存在した場合には、ハバチは野外で利用することはなかった。例えば、3種はともに発育に不適なためキャベツとハタザオ属を利用しなかった。また、カブラとセグロは、生息場所環境を選択しないためにタネツケバナ属を、生息場所環境も発育も不適なためにワサビを利用しなかった。逆に、各ハバチが利用した植物種の幅すなわち食性幅は、食草選択過程に少なくとも不適な段階がない植物種ということで説明できる。

一方、食草選択の3つの段階を通して好適な植物は、各ハバチにつき1植物群に限られていた。それは、ニホンではタネツケバナ属、カブラでは栽培種、セグロではイヌガラシであった。そして、この対応関係は利用状況から予想された主要食草と一致していた。

ユーラシア大陸における3種のハバチと食草の分布を調べると (Abe, 1988; 北村と村田, 1961)、ニホンとタネツケバナ属の分布が重複し、カブラと栽培種が重複している。セグロは、以前は本種と

同種と考えられていた同胞種のリュウキュウカブラハバチ (*A. proxima* Klug) と合わせ考えたときにイヌガラシの分布と一致している。この事実は、本研究で明らかにしたハバチと食草の間の密接な結び付きを支持する傍証となるだろう。

以上から、3種のハバチが結び付いている主要食草はまったく異なっていると結論できる。食性幅が重なっているのは、主要食草が乏しい場合に限って他の植物を利用しているからである。

食草の利用可能な部位は成虫の産卵段階で制約され、開花前に多くみられる若い葉に限られた。したがって、各ハバチの資源は、主要食草での新葉の展開期の違いに応じて、まったく異なった時間的空間的パターンを示すことになった。ニホンの主要食草であるタネツケバナ属では新葉の展開は春と秋の2回に限られていた。カブラの主要食草である栽培種は季節的にも場所的にも大きく変動する資源だった。セグロの主要食草であるイヌガラシは、どの調査地でも一年中存在したが、量的に乏しく非常に不安定な資源であった。



## 第4章 個体群の時間的空間的変動パターン

### 1節 はじめに

昆虫の生息場所は、季節的にも場所的にも変化する多様な環境要因から成り立っており、時間的にも空間的にも不均質である (May, 1974)。昆虫はこのような変動する生息場所環境にうまく対応できるよう、生活様式を発達させてきた。

植食性昆虫の生息場所では、微生物の気温などの物理的要因と、食草の供給や競争関係、天敵の影響などの生物的要因が重要な環境要因となっている (Lawton and Strong, 1981; Strong et al., 1984)。昆虫の生活様式の基本的側面を解明するためには、これら生息場所の様々な環境要因をきちんと定量した上で、繁殖や発育に不適な環境を作り出し、個体群の分布パターンを規定している要因を比較検討しておくことが大切である。

生息場所の空間的な不均質性は昆虫の活動性に応じて2つのスケールに分けられる。一つは日常生活範囲 (Trivial range) であり、もう一つはある生息場所で繁殖できないときに別の生息場所に動く移動範囲 (Migratory range) である (Southwood, 1977)。移動をとまなう昆虫の生活様式の基本的な側面を理解するためには、日常生活範囲内の調査では不十分である。例えば、日常生活範囲で個体数変動の調査をしたとする。そこに不適な環境が生まれ、昆虫の発生に断点が生じた場合、存在していた昆虫は全個体が死亡したのか、移動したのか、あるいは休眠したのか区別することは難しい。そこに移動

性の調査を加えたとしても、移入元も移出先も特定できず、なぜ移動したのか移動を意義づけることは難しいだろう。また、休眠性の調査を加えてたとしても、なぜそこで休眠する必然性があるのかを正確に議論することはできないだろう。しかし、移動範囲を考慮にいれて、いくつかの生息場所間の環境の好適さと昆虫の個体群の時間的分布パターンを比較検討すれば、昆虫の生活様式の基本的特性がより明確に理解できるだろう。

これまでに、時間と空間の広がりを考慮した個体群動態の研究はいくつかあった (e.g., Iwao, 1971; Ehrnlich et al., 1975; Nakamura and Ohgushi, 1979; Ohsaki, 1980; Ohgushi and Sawada, 1981; Hirano, 1985)。しかしながら、これらの研究は地域個体群の基本的な動態を押さえたものの、移動性の面を理解するに足る広い空間スケールを問題にしているとは必ずしもいい難い。

この章では3種のハバチの個体群動態の基本的特性を明らかにするために、京都市北郊の広い範囲で個体群の時間的空間的分布パターンを、食草の分布、幼虫の微生息場所の気温、種間競争、寄生圧、捕食圧といった環境条件と結び付けて調べた。そして、これらのデータから、個体群の時間的空間的分布の規定要因を検討した。

## 2節 方法

調査地域は京都市北郊の比較的広い範囲に設けた(図1)。この地域は標高によって平野部、中間部、山間部の3つの地域に分けることができる。これら3つの地域でのハバチ個体群の分布と生息場所環境



を比較検討した。

3種のハバチ幼虫の発生活長を知るために1986年と1989年の4月から12月までの間、月2～3回の割合で調査地の中にある全てのアブラナ科群落で幼虫の個体数を調べた。調査毎に群落に含まれる植物の株数、および群落の面積を調べた。幼虫を調査した株数は植物一群落当り栽培種では50株、野生種では100株を目安にした。各株毎にハバチの種名と令期と個体数を記録した。種の同定が困難な1・2令幼虫は採集して恒温室で飼育し、3令以上になってから同定した。地域個体群の推定個体数は、群落毎に調査株数と総株数の比例計算から3令以上の幼虫の数を推定し、全群落の推定幼虫数を足し合わせて求めた。この調査の際、成虫や卵を見かけた場合にはその記録もしておいた。

他種の密度による影響の有無を調べるために、様々な植物での群落毎の密度を単位として、2種間の密度の相関の有無を月毎地域毎に調べた。ここで有為な相関が得られた場合には、さらに株を単位として、2種の個体数の相関をとった。但し、畑などで、1個体も発生していない場合、農薬の影響があると考えて、この解析には加えなかった。

幼虫の生息場所となる植物の葉陰の気温は、1986年と1989年の4月から12月まで、月に2～3回の割合で平野部、中間部、山間部のいろいろな植物群落中に3～10日間最高最低温度計を直射日光が当たらないように設置して計測した。ハバチの発生した時期の日の平均気温〔(最高温度+最低温度)÷2〕を集計した。

寄生率を調べるために、1986年と1989年～1991年の5月～12月に野外から3令以上の幼虫を採集し、成虫または寄生者が



羽化するまで恒温室で飼育した。寄生率は年毎に集計したほか、地域毎季節毎にもまとめてみた。後者では、採集地と採集日の記録がある1989年～1991年のデータを込みにして用いた。季節は春（5～6月）、夏（7～9月）、秋（10～12月）の3つに分けた。

捕食者の影響を野外で直接評価することは難しいので、ハバチに対する捕食者の反応を室内で観察して、野外での捕食の程度を推測した。京大の実験圃場からヤモリやクモ、カマキリを捕獲し、近くの水田からカエルを捕獲して、カブラの幼虫あるいは成虫を十分（10頭程度）与えて反応を観察した。その他、他の昆虫の研究者からの情報も加えた。

### 3節 結果

#### ① 幼虫の時間的空間的分布パターン

3種のハバチの時間的空間的分布パターンは毎年同様で、ニホンはどの地域でも春と秋の二山型の季節消長を示し、夏には卵、幼虫、成虫ともにみられなくなった（図6）。カブラとセグロは夏に平野部では発生しなかった。しかし、山間部と中間部では真夏にピークのある一山型であった。また、セグロは個体数が少ないのが特徴であった。

#### ② 食草の消長

3種のハバチは、栽培種を中心に利用したほか、オランダガラシ、イヌガラシ、タネツケバナ属などの野生種も利用していた（3章）。

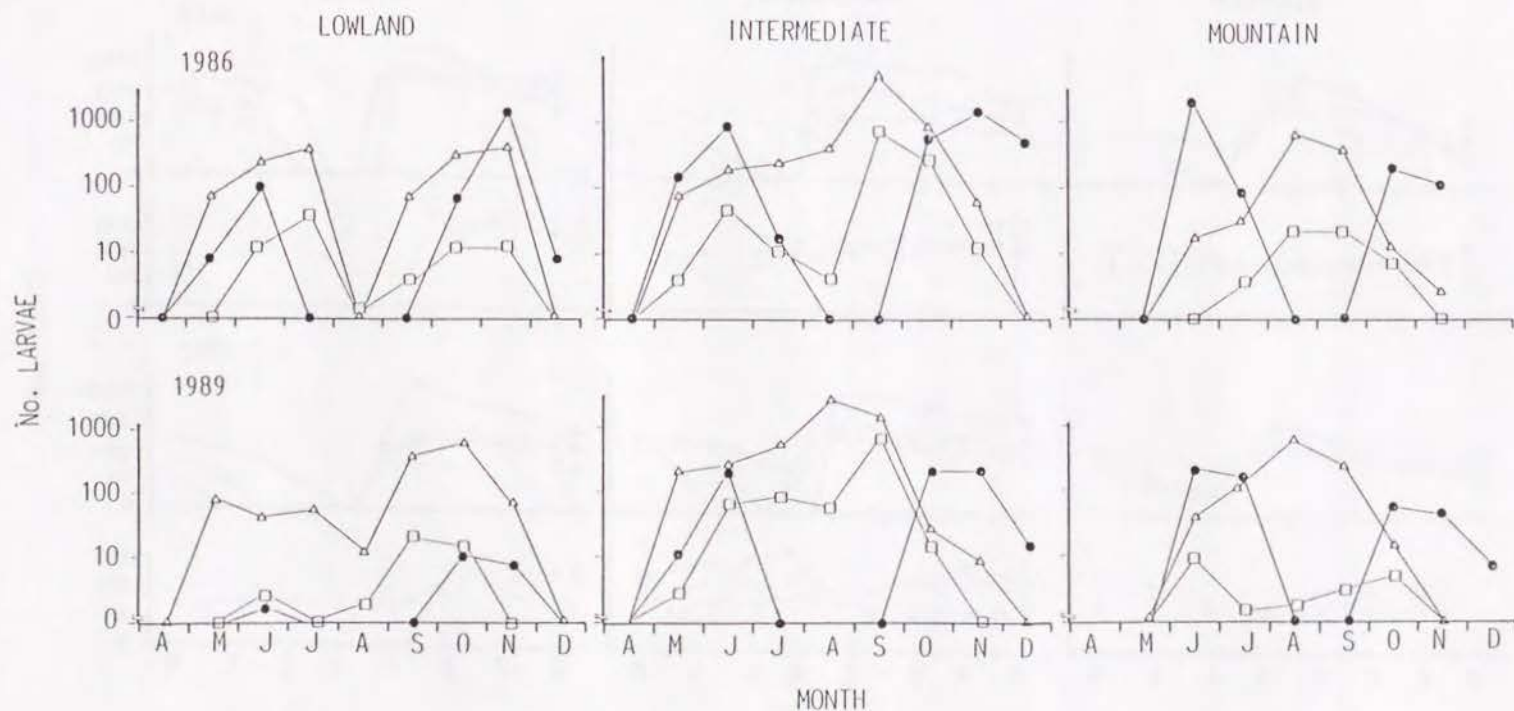


図6 3種のパハチの3つの地域での発生消長。各データは各調査回に推定された全個体数の月毎の平均値を示している。 ●：ニホン、 △：カブラ、 □：セグロ

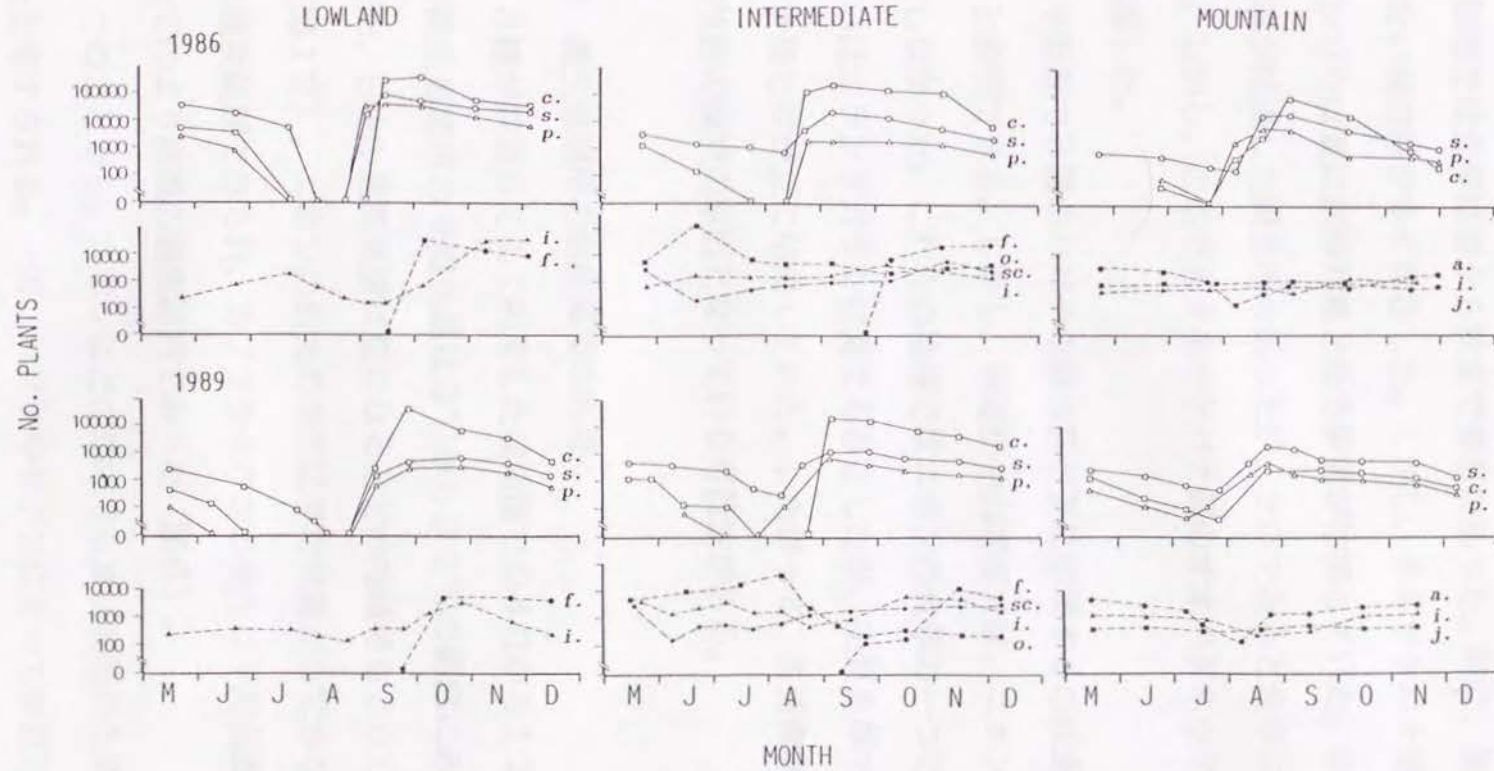


図7 主要食草の3つの地域での発消消長。上段は栽培種、下段は野生種の消長。 s: *R. sativus* タイコン、co: *B. compestris* カブ、p: *B. pekinensis* ハクサイ、f: *C. flexuosa* タネツケバナ、sc: *C. scutata* オオバタネツケバナ、a: *C. appendiculata* ヒロハコンロンソウ、i: *R. indica* イヌガラシ、o: *N. officinale* オランダガラシ、j: *W. japonica* ワサビ。



これら利用された食草は、平野部では春と秋には豊富であった（図7）。しかし、真夏には食草はほとんど枯渇した状態だった。一方、山間部では食草は春から秋まで豊富にあった。特に、夏には播種後間もない栽培種が多く存在した。しかし、タネツケバナ属のヒロハコンロンソウは夏に産卵対象となる新葉が枯渇していた。中間部では夏に食草が枯渇した調査地もあったが、全体でみると食草は一年中存在した。しかし、ここでもタネツケバナ属のオオバタネツケバナは夏には枯渇した。

平野部で3種のハバチの個体群が夏に崩壊するのは食草の枯渇のためと説明できる。しかし、中間部や山間部では、ニホンだけが夏に発生しなかった。これらの地域ではニホンの食草の一つである栽培種あるいはオランダガラシは夏でも存在したが、主要食草であるタネツケバナ属だけが夏に枯渇していた。したがって、主要食草の枯渇が夏の個体群の崩壊の原因となっている可能性がある。

### ③ 微生物場所の温度環境の利用

3種が共通してよく利用した栽培種での4月から12月の間の幼虫の微生物場所の平均気温は3℃から32℃の範囲にあった（図8）。また、日中の最高気温は夏になるとどの地域でも30℃を越えていた（図12）。ニホンの幼虫の発生は平均気温が5℃から23℃の冷涼な温度範囲でみられ、カブラやセグロの発生は平均気温10℃から30℃のより高温の温度範囲であった（図8）。

このことから、ニホンはどの地域でも夏は高温のため発生しなかったと考えられる。一方、カブラやセグロにとっては夏の高温は問題とはならなかったと考えられる。

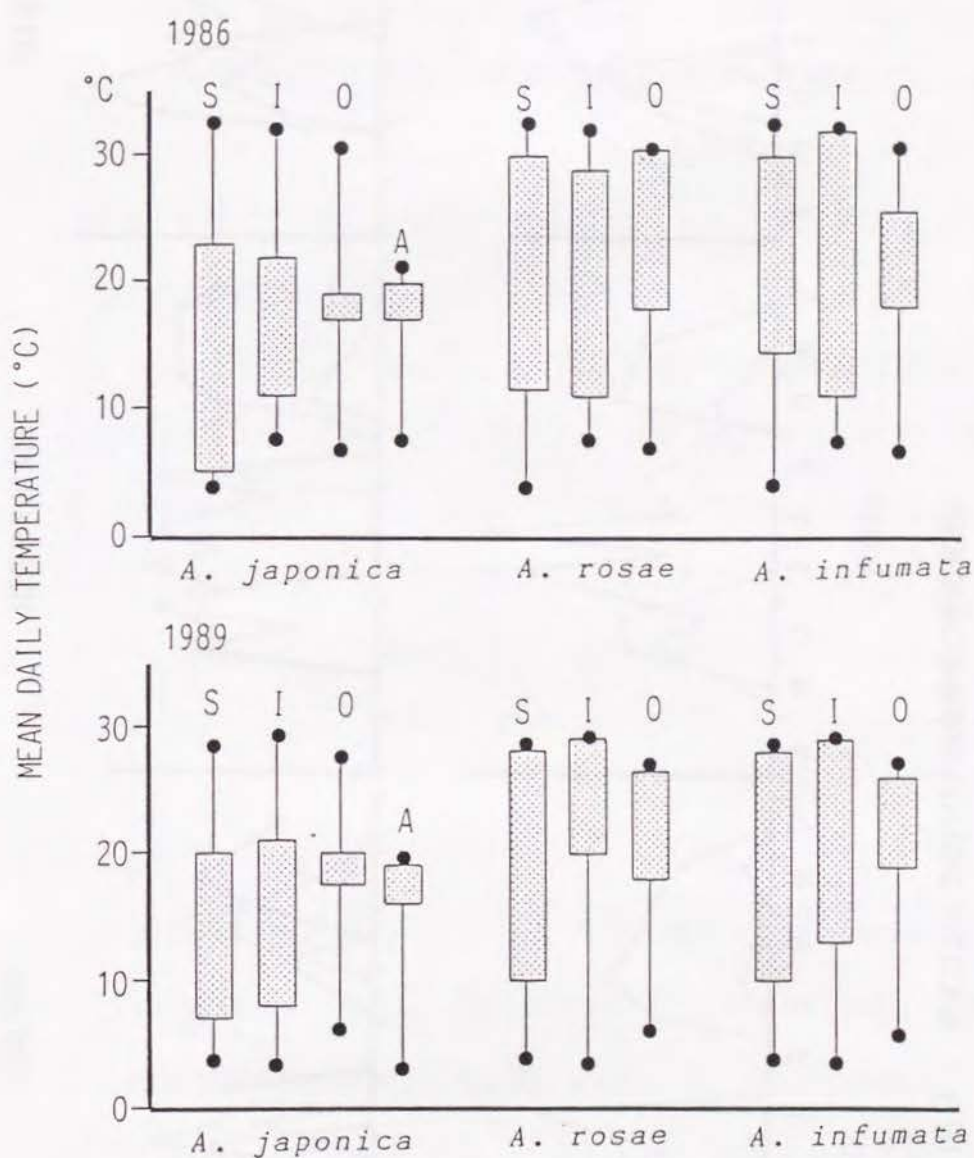


図8 ハバチ幼虫発生時期の微生息場所の平均気温の範囲（太い棒柱）と4月～12月の間の微生息場所の平均気温の範囲（縦線）。 S：ダイコン、I：イヌガラシ、O：オランダガラシ、A：ヒロハコンロンソウ。

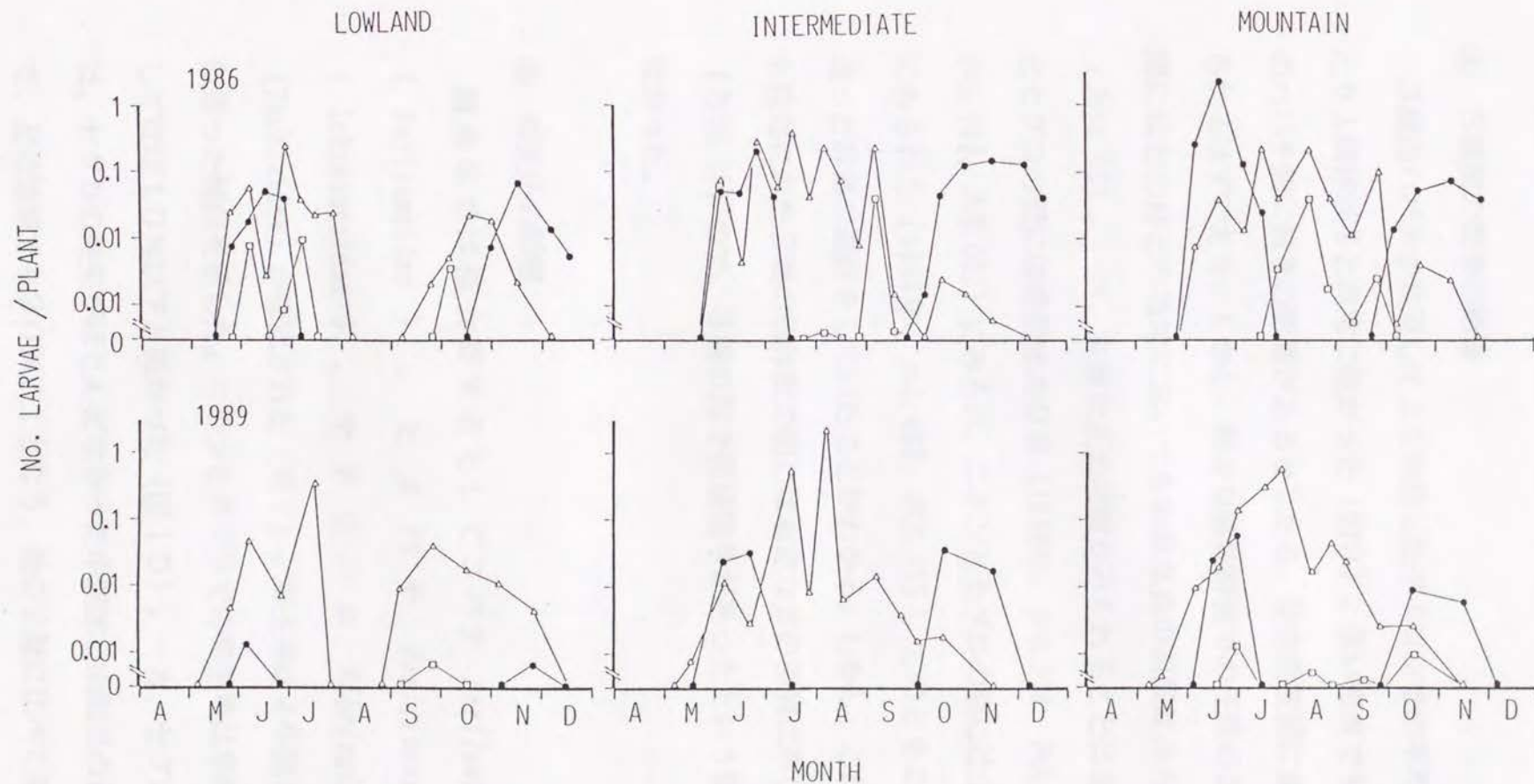


図9 ダイコン上でのハバチ幼虫密度の季節変化。  
●：ニホン、 △：カブラ、 □：セグロ



#### ④ 3種間の競争の影響

3種のハバチが共通してよく利用したダイコンでの平均密度は株当たり1個体以下と非常に低かった(図9)。低い密度でも、もし3種のハバチ間に競争の影響があるとしたら、幼虫密度間に負の相関がみられるはずである。しかし、様々な植物群落での任意の2種の密度の間にはどの月どの地域においても有意な負の相関はみられなかった( $P > 0.05$ )。一方、有意な正の相関がみられることはあり、カブラとセグロの間には中間部の9月(1986年、 $r=0.716$ 、 $P<0.01$ ; 1989年、 $r=0.792$ 、 $P<0.001$ )にみられ、ニホンとセグロの間には山間部の6月にみられた(1989年、 $r=0.406$ 、 $P<0.05$ )。このときには2種は似通った群落の選好をしていたことがわかる。しかし、これらの場合でも株毎にみた2種の個体数の間には有意な負の相関はみられなかった( $P > 0.05$ )ので、3種の間で種間競争があったという証拠は得られなかった。

#### ⑤ 寄生圧の影響

調査地では捕食寄生者としてコバチ *Perilampus ?aeneus* (Perilampidae)、ヒメバチ *Perilissus athaliae* (Ichneumonidae)、ヤドリバエ *Vibrissina turrita* (Tachinidae)が確認された(表7)。寄生率は4年間を通してほぼ似通った傾向を示した。ニホンとカブラでの寄生率は季節と地域を通してほぼ10%以下と低かった(図10)。一方、セグロでの寄生率は、セグロの発生がほとんどなかった中間部と山間部の春と秋を除いて、どの地域でも20%以上となり、他の2種に比べて高かった。

表7 3種のアバチでの寄生率。 *P. ?aeneus* : コバチの1種 (今のところ雌しか採集できていないために種は確定していない。)、 *P. athaliae* : ヒメバチの1種、 *V. turrita* : ヤドリバエの1種。

	year	N	Parasitism rate (%)			
			<i>P. ?aeneus</i>	<i>P. athaliae</i>	<i>V. turrita</i>	total
<i>A. japonica</i>	1986	779	8.0	0.0	0.3	8.3
	1989	629	4.6	0.0	0.0	4.6
	1990	763	1.3	0.1	0.4	1.8
	1991	493	1.0	0.0	0.0	1.0
<i>A. rosae</i>	1986	546	1.0	0.2	1.6	2.8
	1989	2870	1.1	1.1	0.9	3.0
	1990	623	1.3	1.4	0.8	3.5
	1991	620	0.2	1.5	2.3	3.9
<i>A. infumata</i>	1986	94	1.0	18.1	0.0	19.1
	1989	131	2.3	20.6	0.8	23.7
	1990	79	2.5	11.4	0.0	13.9
	1991	66	0.0	4.6	1.5	6.1

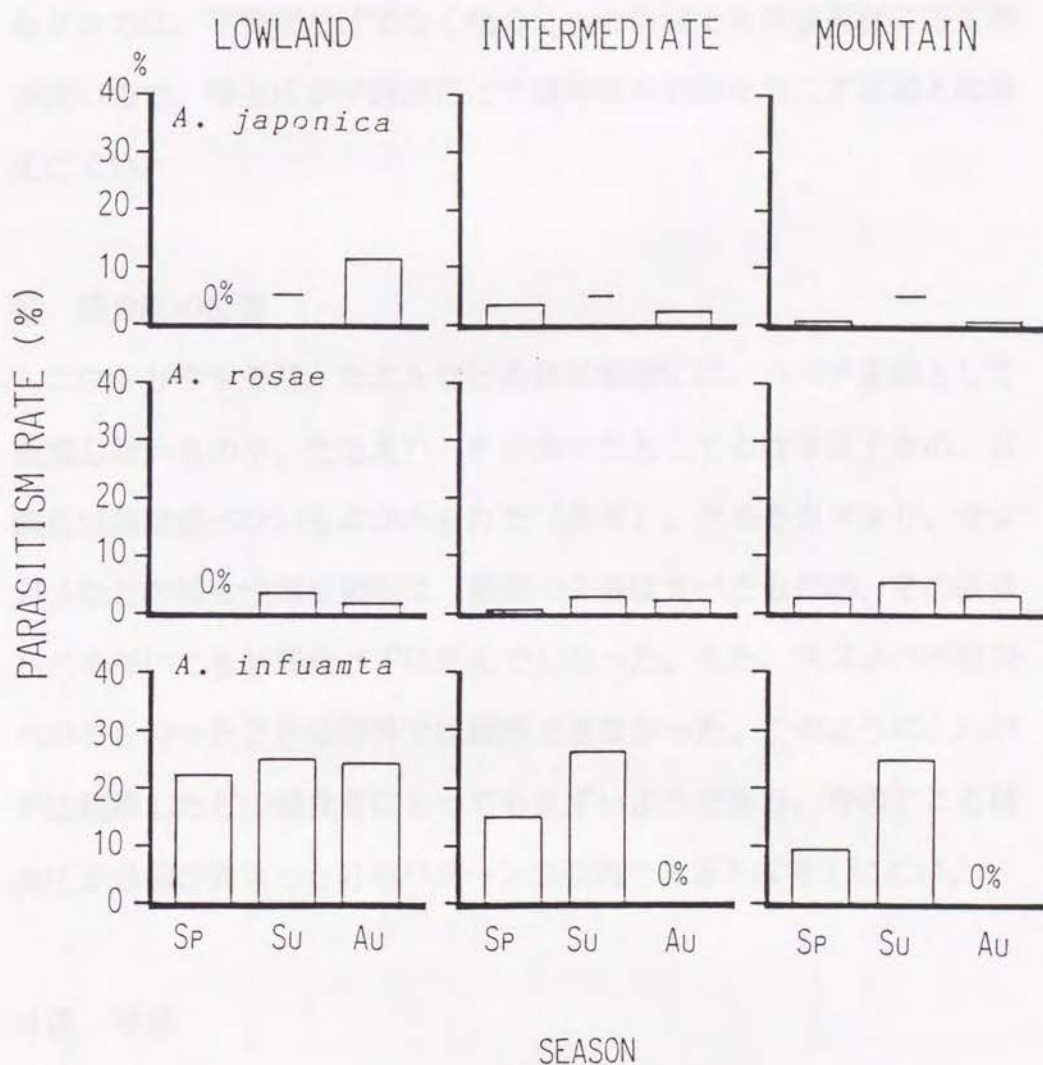


図10 3つの地域での各ハバチ幼虫に対する3種の捕食寄生者(表7)による寄生率の季節的变化。1989年~1991年のデータを込みにして集計した。  
SP: 春(5~6月)、SU: 夏(7~9月)、AU: 秋(10~12月)。



ニホンとカブラでは、寄生率は低く、季節間・地域間で大きな違いはないので、寄生圧が個体群の崩壊の原因となったとは考えられない。セグロでは、平野部だけでなく他の2つの地域でも夏は同様に寄生率が高いので、寄生圧が平野部だけで個体群の崩壊をおこす原因とは考えにくい。

#### ⑥ 捕食圧の影響

ニワトリやヤモリ、カエルなどの脊椎動物には、ハバチを餌として認識しないものや、たとえハバチを食べたとしても吐き出すもの、2頭目以降は食べないものがみられた(表8)。クモやカマキリ、サシガメなどの捕食性節足動物は、最初の1頭は食べたものの、その後はハバチがいても結局食べずに死んでしまった。また、スズメバチ類がハバチを狩ったことは野外では観察できなかった。このように、ハバチは観察したどの捕食者にとってもまずいようであり、今のところ捕食圧が3種の異なった分布パターンの原因であるとは考えにくい。

### 4節 考察

3種のハバチの個体群の分布パターンは異なっていた。その分布パターンの規定要因を、食草の分布、微生息場所の気温、種間競争、天敵といった要因から検討した。その結果、3種のハバチの個体群の分布パターンを決める規定要因は利用可能な食草の量と微生息場所の気温であるといえる。ニホンが平野部の夏に発生しなかったのは食物不足あるいは高温のため、山間部の夏に発生しなかったのは主要食草の

表8 カブラハバチ類に対する捕食者の反応。

Predator (class, order, <i>genus</i> )	Observation
Aves, Galliformes, <i>Gallus</i>	A hen eating an <i>A. rosae</i> larva spat out it and never attacked it thereafter. (Kuno, personal communication)
Reptilia, Squamata, <i>Gekko</i>	A gecko rejected eating <i>A. rosae</i> larvae and died of starvation four days later.
Amphibia, Anura, <i>Rana</i>	Two frogs rejected eating <i>A. rosae</i> larvae even after two days starvation. Three frogs eating an <i>A. rosae</i> adult rejected it thereafter.
Arachnoidea, Araneida	Fifteen spiders never attacked <i>A. rosae</i> larvae and died of starvation in 8 days. Each of eleven spiders attacked an <i>A. rosae</i> adult, but thereafter never attacked it till death of starvation.
Insecta, Mantodea, <i>Tenodera</i>	Two mantes rejected eating <i>A. rosae</i> larvae and died of starvation. Each of three mantes ate an <i>A. rosae</i> adult, but thereafter never attacked it till death of starvation.
Hemiptera, <i>Toriatoma</i>	An assassin bug eating an <i>A. rosae</i> larva never attacked it thereafter. Assassin bugs rearing on <i>A. rosae</i> larvae died (Inoue, personal communication).
Hymenoptera, <i>Polistes</i> & <i>Vespa</i>	Three sawfly larvae have not been observed being preyed upon by wasps during 6 years of intense field observation.

枯渇あるいは高温のためと考えられた。一方、カブラとセグロが平野部で夏に発生しないのは食物不足のためだった。

種間で密度に負の相関がみられなかったことから、種間競争は個体群の分布パターンを説明する主要因とはいえなかった。寄生圧はニホンとカブラでは低く、季節的地域的にほぼ均一であったので、寄生者が個体群の分布パターンを決める主要な要因であるとはいい難かった。捕食圧に関しては、3種のハバチは味が悪く、幼虫の黒い体色が警告色であることも示されており (Ohara et al., 投稿中)、捕食はまれであると考えらる。

ニホンの発生パターンはどの地域でも春と秋の二山型であった。これは現象的には夏の暑さで統一的に説明できるように思われた。その一方で、ニホンの発生パターンは主要食草であるタネツケバナ属のフェノロジーとも一致していた (3章)。タネツケバナ属の植物は春と秋にのみ新葉を展開し、夏には新葉はない。そのため夏にはニホンはこの植物に卵を産むことができない。つまり、ニホンの二山型の発生パターンは依存食草の季節消長へ同調したものと考えられることも可能である。

カブラの発生パターンは平野部では春と秋の二山型、山間部では夏の一山型であった。これは食草の消長に規定されていると考えられた。さらにはカブラの主要食草である若い栽培種は、平野部では春と秋に多く、山間部では夏に多く、カブラの分布パターンと対応している。

セグロは個体数が年間を通して少なかった。これは、セグロの主要食草であるイヌガラシが量的に乏しく、特に産卵可能な新葉が限られていたことと関連付けると理解できる。



以上のように、3種の個体群の分布パターンの規定要因は、現象的には微生息場所の気温あるいは食草量の2つの要因の可能性が示唆された。しかし、主要食草の消長との対応関係だけで3種全ての分布パターンを統一的に説明することが可能である。

## 第5章 世代時間と世代数

### 1節 はじめに

世代数は昆虫の生活史の中でも基本的な特性であり、生息場所の時間的空間的変動と密接な関係があると考えられる。この生息場所の変動のうち、時間的な変動性は昆虫の世代時間と関連させてはじめて評価可能である (Southwood, 1977)。生息場所の不適な期間が世代時間を越えて存在する場合には、昆虫は移動や休眠といった対処をする必要に迫られる。昆虫の世代数はこうした生息場所の変動とそれへの対処方法を考慮して検討していくべきだと考えられる。

昆虫の世代数に影響する環境要因として温度と食物供給が重要と考えられている (正木, 1981; Sota, 1985)。したがって、世代数を推定するためには、世代時間など発育の特性を調べるだけでは不十分であり、温度環境や食草の消長を昆虫が実際に生活する微生息場所で調べておくことが不可欠である。例えば、微生息場所の気温は日向と日陰ではまったく異なっており、百葉箱の気温を機械的に当てはめることは、間違った情報を引き出すことになりかねない。また、食草の供給量も利用可能な部位まで考慮する必要がある、図鑑などで定性的にいわれている情報だけでは不十分である。しかし、野外で昆虫の実際の微生息場所の条件を調べ、それと昆虫の発育の特性を結び付けて、昆虫の世代数を推定した研究は意外に少ない (e. g., Ohsaki, 1979)。

カブラハバチ属3種のハバチの生活史に関する基本的な情報は今の

ところ断片的なものがあるのみで (e. g., Abe, 1988; 内藤, 1989)、  
発育に関する綿密なデータも、実際の野外での世代数の算定例も報告  
されていない。第4章で3種の発生消長は異なっていることが明らか  
となり、同時にニホンには高温耐性が欠如していることが示唆された。  
そこで、この章では、異なった温度での世代時間を調べ、生息場所  
での気温や食草の条件を基に3種の世代数を推定するとともに、3種間  
で発育適温範囲に違いがあることを確認した。また、4章で明らかと  
なった生息場所の変動を世代時間と関連させて評価してみた。

## 2節 方法

卵と幼虫の発育期間と発育適温範囲を明らかにするために、15℃、  
20℃、25℃、30℃の恒温条件で、それぞれの生存率と発育期間  
( $d$ ) を調べた。幼虫については27℃でも生存率を調べた。飼育時  
の日長は、卵は16時間日長のみ、幼虫は15時間あるいは16時間  
の長日条件とした。但し、セグロ幼虫の雄だけはサンプル数が少な  
かったので、12時間から14時間の中日条件で飼育したものもデー  
タに含めた。卵はダイコン、カブ、オランダガラシのいずれかに産卵  
されたものを葉の中に生み込まれたままの状態で200ccの透明プ  
ラスチック容器に入れ、恒温室で飼育した。幼虫はダイコンやカブの  
葉を与えて飼育した。各発育段階の発育零点と発育積算温度は発育期  
間( $d$ )のデータを使って求めた。発育零点( $T_0$ )は30℃のデー  
タを除く3つの温度( $t$ )で飼育した各個体の発育速度( $1/d$ )を  
温度に対してプロットし、その回帰直線の延長線が温度軸と交わった



点とした。発育積算温度 ( $K$ ) は  $(t - T_0) d$  として求めた。

前蛹・蛹（繭期間）の発育期間と発育適温範囲を明らかにするとともに、休眠個体と非休眠個体を区別する基準を得るために、 $15^{\circ}\text{C}$ と $20^{\circ}\text{C}$ では9～16時間の間1時間おきの8つの日長条件で、 $25^{\circ}\text{C}$ では12時間から16時間の5つの日長条件で幼虫を飼育した。孵化後3日以内（2令まで）の幼虫を用い、ダイコン、カブ、ハクサイ、イヌガラシ等を与えて、営繭まで一定条件で飼育した。そして、その後成虫が羽化するまでの生存と繭期間を調べた。 $20^{\circ}\text{C}$ あるいは $25^{\circ}\text{C}$ で幼虫期間を飼育したものの一部を営繭時に $30^{\circ}\text{C}$ 16時間日長に移し、 $30^{\circ}\text{C}$ での生存率と繭期間を調べた。繭期間の生死は、成虫羽化があった場合、あるいは3カ月以上たって繭を開いた時に中から休眠中の前蛹が出てきた場合を生存個体とした。集計は幼虫飼育時の日長で短日（9～11時間）、中日（12～14時間）、長日（15～16時間）の3つに分けて行った。生存率は幼虫の飼育日長によって変わることはなかったので、カブラとセグロの生存率は長日条件で幼虫を飼育した場合の繭期間について示し、ニホンについては、長日条件では $30^{\circ}\text{C}$ のデータが欠けていたので、中日条件で飼育したものを示した。休眠と非休眠の境界を推定するために、繭期間の頻度分布図を作った。ここでは3つの日長条件でのサンプルが均等になるように、データの重み付けをした。そして、その頻度分布の形から、休眠した場合の繭期間と休眠しない場合の繭期間の境界を推定した。休眠しない場合の繭期間としたものについては、各個体毎のデータを基に発育積算温度の法則が当てはまるか確認した。そして、発育零点と発育積算温度を、ニホンは中日で休眠しなかった個体の繭期間を使って、

カブラとセグロ雌は長日で飼育した個体の繭期間、セグロ雄はデータ数が少なかったため長日と中日で飼育した個体の繭期間を両方使って、温度に対する発育速度の直線回帰から求めた。

幼虫の微生息場所の温度環境を知るために、1986年と1988年～1991年の4月から12月の間に、平野部及び山間部の栽培種、平野部から中間部のイヌガラシ、中間部から山間部のタネツケバナ属とワサビの群落内に最高最低温度計を月2～3回3～10日間設置し、その間の最高気温と最低気温を記録した。

これらの温度データとハバチの発育のデータを用いて、野外での世代数を推定した。5年間の平均的な温度データを得るために、年度を込みにして月日順に集計し、日中の平均気温〔（最高温度＋最低温度）÷2〕を10日毎に平均した。越冬後成虫が現れるのは平野部と中間部では4月下旬、山間部では5月上旬なので、生息場所の有効積算温量はそれ以降の発育零点以上の温量を足し合わせて求めた。世代数は各ハバチにとっての生息場所の有効積算温量を雌の有効積算温度で割って推定した。

### 3節 結果

#### ① 異なった温度での生存率

3種のハバチの卵の生存率は15℃から30℃のどの温度でも90%を越えた（表9）。卵が葉組織中に存在することが低温と高温の影響、あるいは乾燥を和らげ、高い生存率を実現したと考えられる。

表9 異なった飼育温度での卵 (egg)、幼虫 (larvae)、前蛹・蛹 (繭期間: cocoon) の生存率。

		% survival (N)				
temperature (°C)		15	20	25	27	30
<i>A. japonica</i>	egg	95 (466)	96 (1074)	96 (552)	--	95 (85)
	larva	84 (183)	85 (230)	81 (52)	29(34)	0 (120)
	cocoon	85 (443)	71 (679)	36 (177)	--	35 (94)
<i>A. rosae</i>	egg	95 (453)	96 (477)	97 (821)	--	92 (48)
	larva	82 (56)	86 (106)	87 (141)	79(24)	75 (57)
	cocoon	88 (257)	86 (388)	78 (409)	--	44 (121)
<i>A. infumata</i>	egg	97 (335)	93 (350)	96 (499)	--	96 (99)
	larva	73 (51)	89 (36)	82 (45)	74(19)	66 (61)
	cocoon	81 (210)	68 (195)	39 (71)	--	37 (35)



幼虫の生存率は、ニホンでは高温になるほど低くなった（表9）。そして27℃以上になると、3令以降の脱皮がうまくいかないためにほとんど全ての個体が发育を完了できなかった。一方、他の2種は15℃の低温や30℃の高温では生存率がやや低くなったものの、どの温度でも发育に問題はなかった。

営繭後成虫羽化までの繭期間の生存率はどの種でも高温になるほど低くなった（表9）。25℃ではニホンとセグロが、30℃ではどの種でも50%以下となった。しかし、野外では繭はまわりの土によって適当な湿度が保たれているが、この飼育実験ではまわりの土は取り除いてあり、高温になると乾燥したために、生存率が低くなった可能性がある。

以上、3種の生存率を比較して特徴的なのは、ニホンの幼虫の高温耐性が乏しいことであつた。

## ② 发育に要する日数

### a 卵と幼虫

卵と幼虫の发育日数は、3種とも15℃から25℃までは温度の上昇にともない単純に短くなっていった（表10、11）。しかし、30℃では25℃とそれほど違いはなかった。幼虫の发育日数は、カブラ、セグロ、ニホンの順に短かく、雄と雌とでは1令多く経過する雌の方が長くかかった（表11）。

### b 前蛹・蛹

様々な日長で幼虫を飼育し、一定温度で営繭後成虫羽化までの繭期

表10 異なった4つの温度での卵の発育期間。

Temperature(°C)	mean $\pm$ S.E. (N), days			
	15	20	25	30
<i>A. japonica</i>	13.8 $\pm$ 0.08 (454)	8.0 $\pm$ 0.02 (816)	5.6 $\pm$ 0.03 (512)	5.6 $\pm$ 0.06 (74)
<i>A. rosae</i>	13.5 $\pm$ 0.07 (446)	7.1 $\pm$ 0.03 (279)	4.4 $\pm$ 0.02 (670)	4.2 $\pm$ 0.06 (40)
<i>A. infumata</i>	13.5 $\pm$ 0.10 (324)	7.6 $\pm$ 0.06 (226)	4.9 $\pm$ 0.04 (445)	4.1 $\pm$ 0.06 (30)

表 1 1 異なった4つの温度での幼虫の発育期間。

		mean $\pm$ S.E. (N), days			
Temperature(°C)		15	20	25	30
<i>A. japonica</i>	female	28.8 $\pm$ 0.15 (85)	18.9 $\pm$ 0.12 (44)	14.6 $\pm$ 0.34 (44)	---
	male	26.6 $\pm$ 0.22 (71)	17.4 $\pm$ 0.15 (136)	12.6 $\pm$ 0.28 (24)	---
<i>A. rosae</i>	female	27.1 $\pm$ 0.30 (35)	13.5 $\pm$ 0.12 (73)	8.4 $\pm$ 0.09 (56)	8.0 $\pm$ 0.24 (15)
	male	25.9 $\pm$ 0.82 (9)	13.0 $\pm$ 0.52 (13)	7.9 $\pm$ 0.10 (57)	7.7 $\pm$ 0.21 (26)
<i>A. infumata</i>	female	27.4 $\pm$ 0.27 (42)	14.1 $\pm$ 0.23 (50)	9.9 $\pm$ 0.19 (21)	8.8 $\pm$ 0.17 (16)
	male	27.3 $\pm$ 0.40 (13)	15.5 $\pm$ 0.77 (11)	9.4 $\pm$ 0.12 (28)	8.7 $\pm$ 0.26 (13)



間（前蛹・蛹期間）を調べてみると、同一種内でも繭期間はいくつかの山を持ちながらばらついていた（図11）。繭期間の頻度分布には、短い期間にできる山と、それ以上の長い期間にできる山が明確に区別できた。短い期間にできている山、すなわち15℃ではニホンとカブラは50日以内、セグロは60日以内、20℃では3種とも35日以内、25℃では25日以内の繭期間のデータを使って、飼育温度に対する発育速度の直線回帰を行うと有意（ $P<0.05$ ）で非常に高い相関係数が得られた（ $r^2>0.8$ ）ので、これらの個体は発育積算温度の法則にしたがう通常の発育をしていたと考えられる。一方、それ以上の長い繭期間は休眠している状態と考えられる。

通常の発育での繭期間の長さは、ニホンが最も長く、続いてセグロ、カブラの順で、雌と雄で比べると雄の方が長くかかった（表12）。

### ③ 発育零点と有効積算温度

ニホンの発育零点は発育段階によって多少ばらついてはいたが、5℃から8℃程度であった（表13）。雌の全発育段階を通して計算した場合、発育零点は6.7℃で、有効積算温度は677日度であった。カブラとセグロの発育零点はニホンより高く、それぞれ約11℃、約10℃であった。雌の全発育段階を通して計算すると、カブラは発育零点が10.8℃で積算温度が367日度、セグロは発育零点が9.7度で積算温度が437日度であった。有効積算温度の概ね45%は繭期間が占めていた。

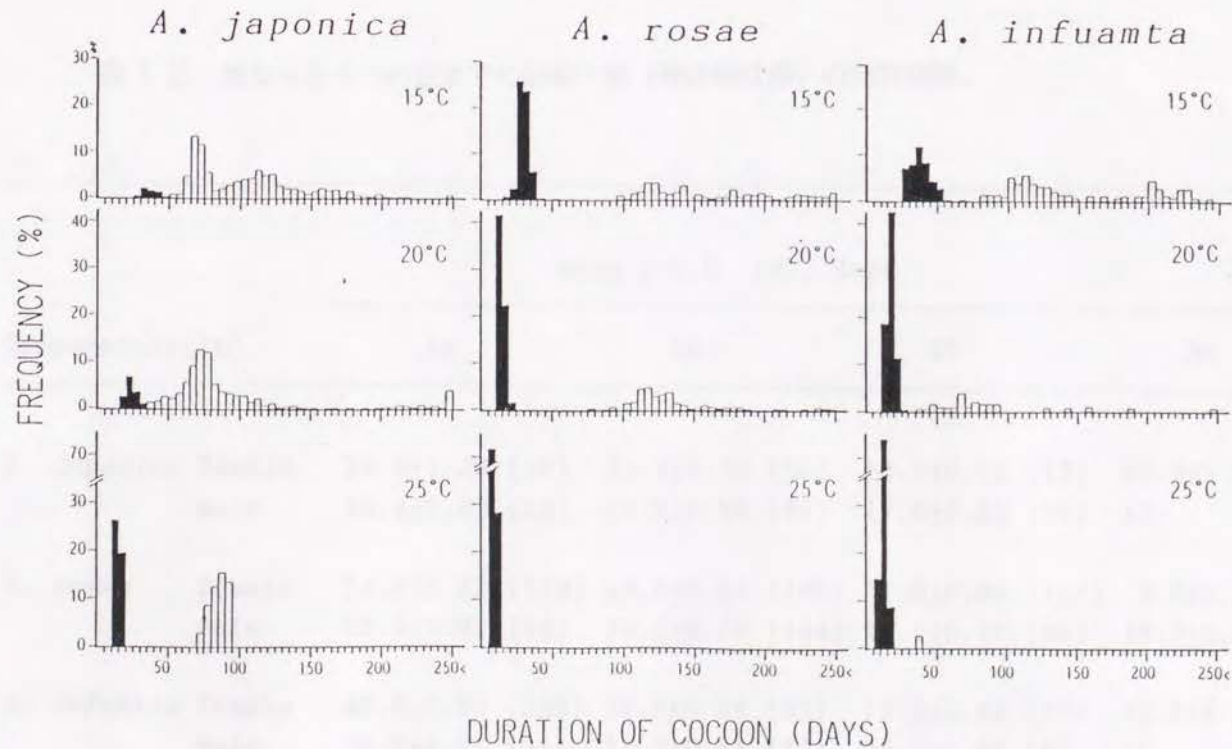


図11 幼虫期間を様々な日長条件で過ごした個体の繭期間（前蛹・蛹期間）の頻度分布。上段：15°C、中段：20°C、下段：25°C。15°Cと20°Cでは、短日（9～11時間）、中日（12～14時間）、長日（15～16時間）の日長条件で幼虫期間を飼育した個体が均等に含まれるよう、25°Cでは中日と長日の個体が均等に含まれるよう、データを重み付けした。通常の発育と考えられた繭期間は頻度グラフを黒く塗りつぶして示した。

表12 異なった4つの温度での前蛹・蛹（非休眠状態）の発育期間。

Temperature(°C)	mean $\pm$ S.E. (N), days			
	15	20	25	30
<i>A. japonica</i> female	39.9 $\pm$ 1.29 (18)	23.4 $\pm$ 0.50 (50)	17.0 $\pm$ 0.32 (13)	20.5 $\pm$ 1.50 (2)
male	38.4 $\pm$ 0.99 (26)	26.2 $\pm$ 0.38 (82)	17.6 $\pm$ 0.23 (38)	22 (1)
<i>A. rosae</i> female	34.8 $\pm$ 0.22 (176)	16.9 $\pm$ 0.11 (180)	11.9 $\pm$ 0.09 (192)	9.8 $\pm$ 0.22 (13)
male	35.4 $\pm$ 0.61 (44)	19.0 $\pm$ 0.19 (144)	13.1 $\pm$ 0.16 (80)	12.0 $\pm$ 0.38 (7)
<i>A. infumata</i> female	42.6 $\pm$ 0.59 (139)	20.0 $\pm$ 0.28 (98)	13.9 $\pm$ 0.44 (16)	13.2 $\pm$ 0.29 (10)
male	39.9 $\pm$ 1.21 (35)	21.3 $\pm$ 0.31 (76)	15.1 $\pm$ 0.48 (9)	15 (1)



表13 卵、幼虫、前蛹・蛹（非休眠）の発育零点（ $T_0$ ）と有効積算温度（ $K$ ）。 $r^2$ は温度に対して発育速度を直線回帰したときの相関係数である。

		egg			larva			cocoon		
		$T_0$	$K$	$r^2$	$T_0$	$K$	$r^2$	$T_0$	$K$	$r^2$
<i>A. japonica</i>	female	8.3	92.8	0.86	5.2	282.1	0.96	7.3	295.8	0.81
	male				6.0	239.3	0.84	7.2	319.7	0.82
<i>A. rosae</i>	female	10.5	63.4	0.93	10.9	119.1	0.95	9.6	178.8	0.93
	male				11.0	109.2	0.89	9.0	207.1	0.86
<i>A. infumata</i>	female	9.6	74.0	0.87	9.3	151.6	0.92	10.2	196.0	0.88
	male				10.1	140.5	0.94	8.7	237.9	0.81

#### ④ 成虫の寿命

成虫の寿命は、ニホンが最も長く、カブラが最も短かった（表 14）。3種ともに雄よりも雌の寿命の方が有意に長かった（ $P < 0.05$ 、 $t$ 検定）。

以上から、世代時間は同一温度でも種間で異なっており、ニホンが最も長く、カブラが最も短く、セグロが両者の中間であることがわかった。

#### ⑤ 微生物場所の温度環境

微生物場所の温度条件は、地域や食草によって大きく異なっていた（図 12）。栽培種では、平野部の方が平均気温で約  $5^{\circ}\text{C}$  山間部より高かった。また、日陰に成育するタネツケバナ属やワサビでの気温は日向に生育する栽培種やイヌガラシに比べて低かった。特に、7月から9月の夏の期間には栽培種やイヌガラシ周辺では最高気温が  $30^{\circ}\text{C}$  を越え、 $40^{\circ}\text{C}$  近くになったのに対し、タネツケバナ属やワサビでは夏でも最高気温が  $30^{\circ}\text{C}$  を越えることはなかった。

ニホンは高温耐性が乏しいために栽培種やイヌガラシ上では夏を過ごすことができない。一方、カブラとセグロは高温耐性を持っており、夏の高温は問題とはならないだろう。

#### ⑥ 微生物場所の有効積算温量と推定世代数

食草群落での実際の幼虫の微生物場所の気温（図 12）と雌の発育零点（表 13）を基に有効積算温量を推定した。葉の中の卵や土中の繭も幼虫と同じ温度環境にあるものと仮定すると、生息場所での有効

表 1 4 実験室内での成虫の寿命(日)。\*の印は雌成虫の寿命の方が雄成虫より有意に長いことを示している ( $P < 0.05$ ,  $t$ 検定)。

		mean $\pm$ S.E. (N) , days	
		20 °C	25 °C
<i>A. japonica</i>	female	23.5 $\pm$ 1.4 (39)*	15.7 $\pm$ 0.6 (38)*
	male	18.1 $\pm$ 1.1 (39)	12.7 $\pm$ 0.4 (43)
<i>A. rosae</i>	female	18.5 $\pm$ 0.7 (50)*	14.8 $\pm$ 0.6 (57)*
	male	15.1 $\pm$ 1.0 (41)	11.5 $\pm$ 0.8 (31)
<i>A. infumata</i>	female	20.8 $\pm$ 1.5 (30)	15.6 $\pm$ 0.8 (31)*
	male	15.3 $\pm$ 2.5 ( 9)	9.4 $\pm$ 0.9 (11)



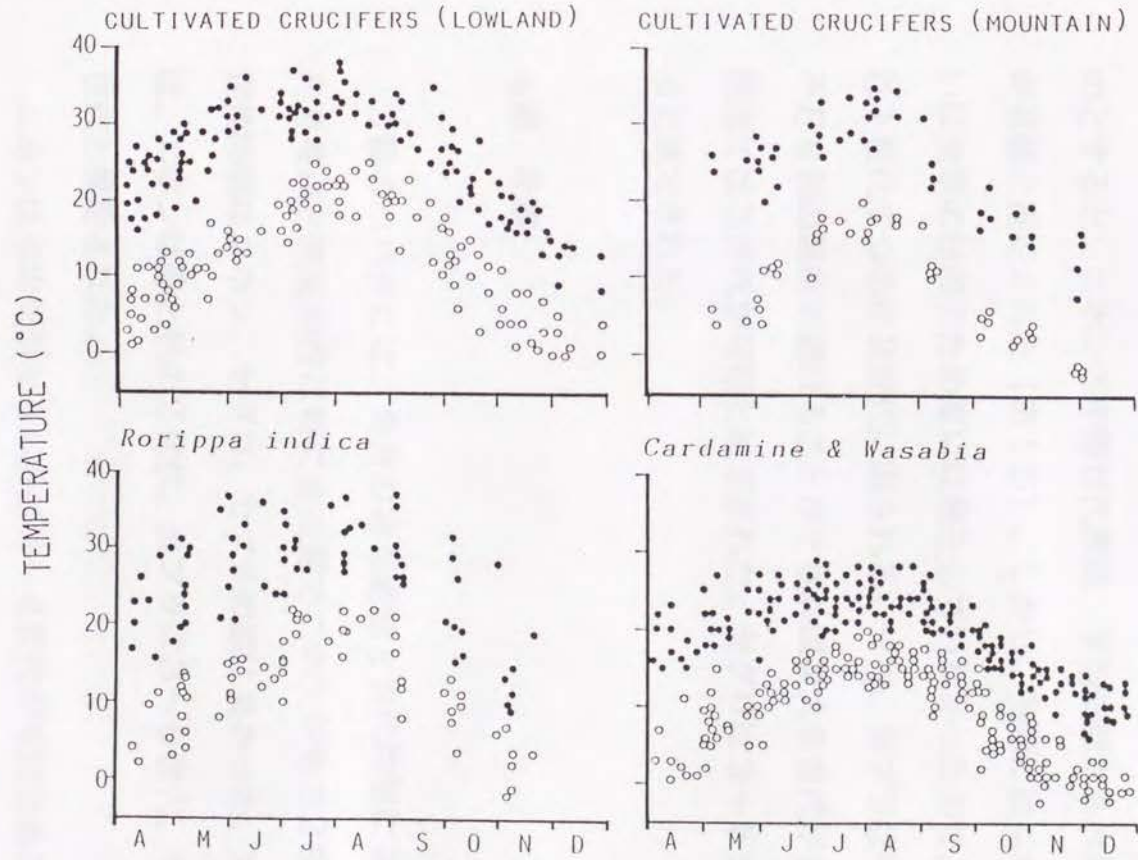


図 1 2 アブラナ科植物群落での幼虫の微生息場所の気温の季節的变化。栽培種 (CULTIVATED CRUCIFERS) は2つの地域について示し、野草はイヌガラシ (*R. indica*)、タネツケバナ属とワサビ (*Cardamine & Wasabia*) に分けて示した。 ●: 最高気温、○: 最低気温。

積算温量はニホンにとっては1686～2960日度、カブラにとっては981～2114日度、セグロにとっては1141～2324日度であった（表15）。

ハバチの最終世代では幼虫の最終令期まで発育が完了すればよいものとする、ニホンの年間世代数は、平均気温からみれば3～4世代が可能と推定された（表15）。しかし、実際にはニホンは高温あるいは食草の枯渇のため夏には発生していなかったため、春と秋それぞれ1世代ずつの年2世代に限られる。一方、カブラは平野部での食物不足を別の場所で避けることができれば最大6世代が可能であり、山間部では3世代が可能と推定された。セグロは3～5世代が可能であると推定された。

#### 4節 考察

3種のハバチには、発育の適温範囲と世代時間に違いがみられた。発育零点と高温耐性は特に幼虫期でニホンが他の2種より低かった。世代時間はニホン、セグロ、カブラの順に長かった。京都での世代数は、ニホンは春と秋の2世代、カブラは3～6世代、セグロは3～5世代と推定された。

ニホンは平均気温からみれば3～4世代が可能であるにもかかわらず、春と秋の2世代しか発生していなかった。特に、中間部や山間部のタネツケバナ属上では夏でも最高気温が30℃を越えることはなかったため、食草さえあれば3世代が可能だった。タネツケバナ属は春と秋の2回産卵対象となる新葉を展開する（3章）ので、ニホンは

表 15 栽培種群落での幼虫微生息場所の有効積算温量と推定世代数。有効積算温量は表 13 と図 12 のデータを基にして算出した。Cultivated crucifers : 栽培種、Wild crucifers : 野生種 (*Rorippa*:イヌガラシ、*Cardamine*:タネツケバナ属)

	Effective thermal accumulation (°C days) at				No. of generations at			
	Cultivated crucifers (Lowland) (Mountain)		Wild crucifers ( <i>Rorippa</i> ) ( <i>Cardamine</i> )		Cultivated crucifers (Lowland) (Mountain)		Wild crucifers ( <i>Rorippa</i> ) ( <i>Cardamine</i> )	
<i>A. japonica</i>	2960	1852	2410	1686	4	3	4	3
<i>A. rosae</i>	2114	1202	1730	981	6	3	5	3
<i>A. infumata</i>	2324	1308	1900	1141	5	3	4	3



主要食草の消長に同調して2世代となっている可能性が考えられる。実際、ニホンは日本国内の他の地域、新潟、神戸、福岡でも春と秋の年2回の発生である（Abe, 1988; 内藤, 1989）。しかしながら、夏の高温が日本国内のどの地域でも問題となっている可能性を否定することはここまでのデータではできない。

一方、カブラの主要食草である栽培種は、アブラナ科植物の中でも最も世代交代の頻繁な植物であり、それに対応してカブラの世代数も多く、6世代になったと考えられる。セグロの主要食草であるイヌガラシも年数回は世代を交代していた（3章）ので、セグロはそれに対応して3～5世代数を繰り返していたと考えることができる。

世代時間も主要食草の存続期間と対応しており、谷川沿いの攪乱の少ない場所に生えるタネツケバナ属を主要食草とするニホンの世代時間が最も長く、人為攪乱のため短期間しか利用できない栽培種を主要食草としているカブラの世代時間が最も短かった。

以上のように、3種間での世代数や世代時間の違いは主要食草と結び付けることによって理解できる。しかし、ここまでのデータで、種間で異なった世代数や世代時間が気候要因への適応の違いによっている可能性を否定することはできない。

いずれにしても、3種のハバチは平野部の夏にともに不適な環境に直面していた（4章）。これらの不適な期間は、地下に潜り高温を避けることができかつ食物無しで過ごすことのできる繭期間よりも長く、さらには世代時間よりも長期間にわたっていた。したがって、3種のハバチはこの不適な環境で通常の発育をしていたのでは生存できないので、これを避けるために何等かの対処をしているものと考えられる。

## 第6章 成虫の移動分散様式

### 1節 はじめに

移動分散性は昆虫の生活史の中で基本的な特性の一つであるとともに、個体群動態においても重要な役割を果たしている (e. g., 森下, 1950; 久野, 1968)。その昆虫の動きは生息場所の空間的構造にしたがって2つに分けることができる。一つは生息場所内でのパッチ間の分散 (dispersal) であり、もう一つは生息場所間の移動 (migration) である (Southwood, 1977; Hassell and Southwood, 1978)。パッチ間の分散はしばしば密度依存過程を通じて起こり、種内競争を軽減するように働いてきたといわれている (e. g., Iwao, 1971; Nakamura and Ohgushi, 1981)。一方、移動は生息場所の悪化を逃れ、別の好適な生息場所にたどり着くための基本的な戦略の一つである (Southwood, 1977; Dingle, 1978a)。

一般に、僅かな例を除くと、分散と移動をフィールドデータから区別するのは困難である。その例外としては、植食性のテントウムシ類についての一連の研究 (e. g., Iwao, 1971; Nakamura and Ohgushi, 1981) があげられるが、この虫は異なったパッチで繰り返し再捕ができたので分散をしていることが明らかとなった。また、僅かに再捕された個体がいずれも非常に遠くで再捕できた場合 (e. g., Ohsaki, 1980) や群飛が観察できた場合 (e. g., Benson, 1962; Kishimoto, 1965; Baker, 1969; Waloff, 1972) には移動していると結論できる。しかしながら、飛翔力のある昆虫の標識再捕の研究では、多くの場合



放逐地の近くで数回再捕ができた後には大抵捕まらなくなってしまう。このような場合には直接動きの活発さのパラメータ (e. g., Inoue, 1978; Okubo, 1980) を推定することができず、分散と移動を区別することは困難である。それ故に、ある昆虫の動きが分散であるか移動であるかを区別するためには、何等かの間接的指標を使わざるを得ないだろう (e. g., Ohsaki, 1979; Michiels and Dhondt, 1991)。

カブラハバチ属3種のハバチはともにアブラナ科植物を利用しながら、個体群の時間的空間的分布とその規定要因に違いがみられた(4章)。特に、平野部の夏に3種はともに不適な環境に直面しており、移動あるいは夏眠などの何等かの対処をしなければ個体群が存続できなかった(4、5章)。その対処方法は各ハバチの生息場所の分布に対応して異なっていることが予想される。

そこで、この章では3種の移動性を明らかにするために、標識再捕法を用いて成虫の動きを調査した。移動距離のほかには動きの直接的な指標を得ることは困難であったので、性比や令構成の比較を通して動きの活発さを間接的に評価し、それを生息場所の時間的空間的分布と結び付けることによって移動と分散を区別しようとした。

## 2節 方法

成虫の動きの調査地は中間部(図1)に選んだ。この調査地は鞍馬川から二ノ瀬川沿いに南北約2.8 kmの細長い地域で(図13)、周りを約1 km以上の範囲にわたって杉を中心とした林地で囲まれており、アブラナ科植物の生える他の地域とは隔離されている。



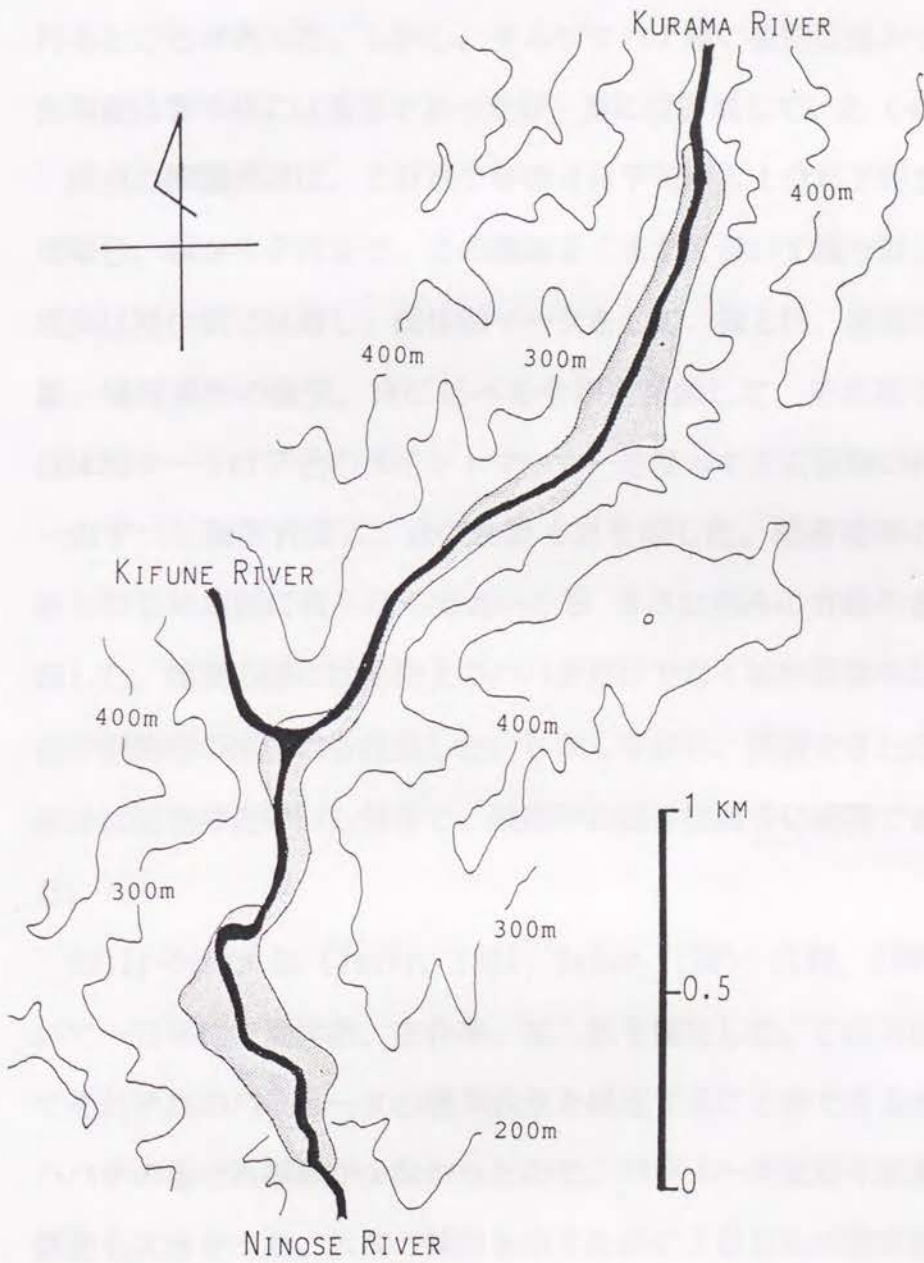


図13 調査地略図。影を付けた地域で成虫の標識再捕を行った。

調査地内の食草は、ダイコンやカブなどの栽培種が小規模に栽培されたほか、道端にはイヌガラシが生えており、谷川にはワサビのみられるところがあった。しかし、タネツケバナ属の植物は僅かであった。食草量は春や秋には豊富であったが、夏には激減していた（4章）。

成虫の標識再捕は、1987年の4月下旬から10月下旬までのほぼ毎日、朝から夕方まで、この地域をくまなく歩いて繰り返し行った。成虫は捕虫網で捕獲し、個体別マークをして、種と性、捕獲場所の位置、捕獲場所の植生、後に述べる令期を記録して、その場で放した。個体別マークは7色のペイントマーカーを使って左右前翅の付け根に一点ずつと胸部背面に二点の合計4点を印した。捕獲場所の位置は、あらかじめ地図に書き込んでおいた8.33m刻みの方眼の番号で記録した。捕獲の際には植物上のハバチだけでなく植物群落中に潜む成虫や飛翔中の成虫にも注意した。しかしながら、捕獲できた成虫の大部分は植物付近にいた個体で、飛翔中の個体は滅多に捕獲できなかった。

Jolly-Seber 法 (Jolly, 1965; Seber, 1965; 久野, 1986) を用いて一日単位で個体数、生存率、加入数を推定した。この方法によってそれぞれのパラメータの標準誤差を推定することができるが、このハバチの場合再捕数が少なかったので、パラメータは日々変動し標準誤差も大きかった。大体の傾向を示すために10日毎の推定値の平均を計算した。

野外での成虫羽化時の平均的な性比を推定するために、1988年から1990年にわたって全調査地域（図1）から幼虫を採集して実験室で飼育し、羽化時の性比を調べた。

捕獲成虫の令構成を推定するために、雌成虫の令期を3つに分けて記録しておいた。若い雌は腹に卵などの内容物を多く含むため空隙はほとんど無い。成虫は後食をしないため、日がたつにつれ腹の空隙は多くなる。腹部に1～2節、3～4節、5節以上の空隙をもった個体をそれぞれ令期1、2、3と分けた。

雌成虫の生存曲線を調べるために、ニホンの羽化直後の成虫を1988年9月21日に京大の実験圃場内にある網室( $1.8 \times 1.8 \times 1.8 \text{ m}^3$ )に放逐し、その後の生存個体数をほぼ毎日調べた。この網室内にはいくらかのアブラナ科植物を植えたが、雑草やアリ、クモといった天敵は除去しなかった。また、羽化日からそれぞれの令期が最初にみられる日までの日数を25℃の恒温状態でニホンについて調べた。そして、網室での生存曲線と実験室での羽化日から各令期に達するまでの期間とから令構成を推定した。この令構成はどの令期の雌成虫も同様の活発さで動いたときに実現される比率と解釈できる。

野外調査の期間はニホンの発生を基に3つに分けた。ニホンの成虫が発生しなかった6月下旬から8月いっぱいまでを夏とした。その前後をそれぞれ春と秋とした。性比や令構成といったパラメータは季節毎に集計して計算した。

### 3節 結果

#### ① 成虫の発消長

ニホンの成虫は春と秋にのみ発生し(図14)、ピーク時には数千頭発生していた(表16)。一方、カブラの成虫は春から秋まで発生



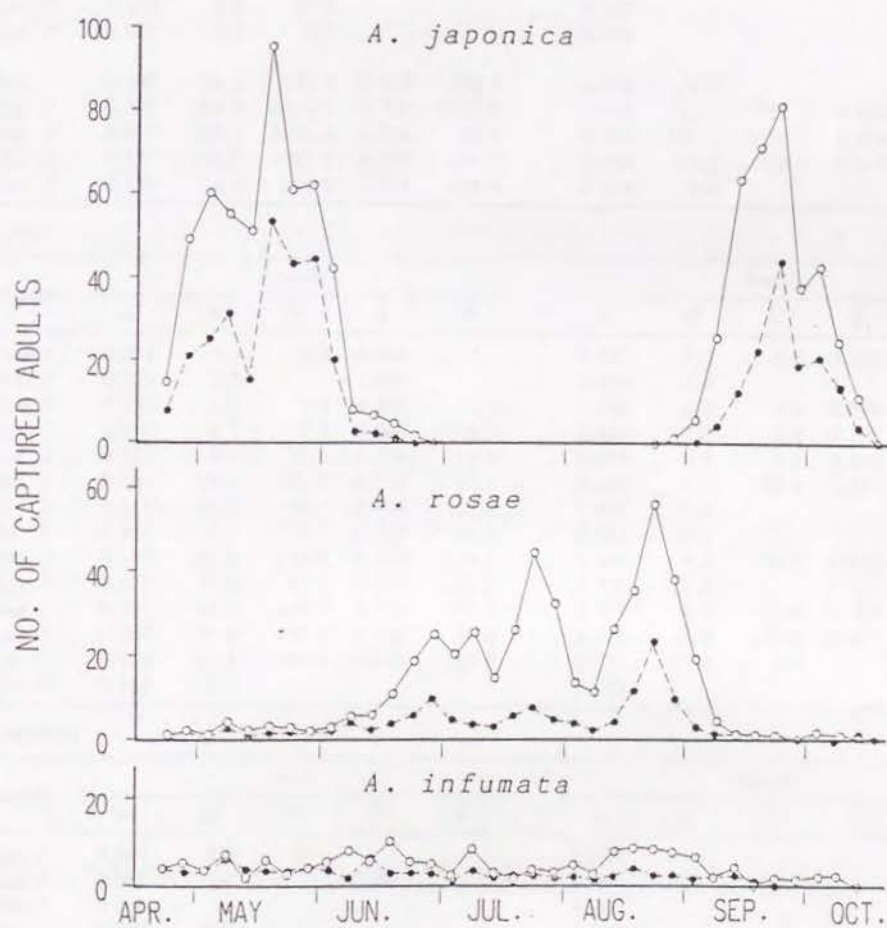


図14 捕獲成虫数の季節変化。5日毎の平均値をプロットした。

○：雄、●：雌。

表16 Jolly-Seber法により推定した個体群パラメータ。各推定値は10日毎に平均してある。 $\alpha$ : マーク率、 $\hat{M}$ : 推定総マーク個体数、 $\hat{N}$ : 推定総個体数、 $\hat{\phi}$ : 推定日当り生存率、 $\hat{B}$ : 推定加入数。

*A. japonica*

Month	male					female				
	$\alpha$	$\hat{M}$	$\hat{N}$	$\hat{\phi}$	$\hat{B}$	$\alpha$	$\hat{M}$	$\hat{N}$	$\hat{\phi}$	$\hat{B}$
Apr 3	0.046	24.9	837.6	0.681	527.4	0.018	46.5	1380.0	0.774	
May 1	0.112	197.6	1998.9	0.753	782.7	0.042	38.3	1355.6	0.597	-17.8
May 2	0.192	154.3	764.0	0.804	249.6	0.040	109.8	4295.3	0.736	3547.2
May 3	0.239	187.7	952.3	0.753	302.9	0.083	98.0	951.4	0.553	516.8
Jun 1	0.284	113.1	415.0	0.833	32.0	0.207	39.2	341.4	1.000	114.3
Jun 2	0.104	6.8	40.2			0.000				
Jun 3	0.285	5.0	10.0			0.000				
Sep 1	0.106	14.6	143.7	0.875	182.3	0.052	0.0			
Sep 2	0.030	193.9	8014.1	0.720	5059.2	0.044	16.7	923.5	0.626	
Sep 3	0.077	309.1	3591.2	0.618	29.2	0.043	104.1	3391.7	0.884	1972.8
Oct 1	0.127	134.3	1057.3	0.739	206.2	0.048	21.2	358.0	0.635	112.5
Oct 2	0.234	54.0	211.5	0.611	113.6	0.214	4.0			

*A. rosae*

Month	male					female				
	$\alpha$	$\hat{M}$	$\hat{N}$	$\hat{\phi}$	$\hat{B}$	$\alpha$	$\hat{M}$	$\hat{N}$	$\hat{\phi}$	$\hat{B}$
May 1	0.071	0.5	5.0	0.408		0.333	1.3	4.0	0.707	
May 2	0.266	1.3		1.000		0.200	0.0			
May 3	0.250	0.5	2.5	0.853		0.166	0.6	1.5	0.804	1.0
Jun 1	0.200	0.7	3.6	0.666	4.0	0.230	1.0	2.6	0.707	0.0
Jun 2	0.317	8.0	23.4	0.759	19.6	0.095	0.5	4.0	0.866	3.0
Jun 3	0.296	25.1	103.0	0.749	24.1	0.123	6.3	65.2	0.833	101.0
Jul 1	0.419	37.5	88.7	0.706	22.7	0.081	0.0			
Jul 2	0.321	23.4	77.0	0.730	41.4	0.043	0.0			
Jul 3	0.257	44.6	174.8	0.626	74.1	0.104	4.3	34.5	0.513	24.1
Aug 1	0.373	17.9	47.2	0.610	12.3	0.200	0.0		1.000	
Aug 2	0.331	44.2	140.1	0.770	65.7	0.137	5.2	27.8	0.525	21.1
Aug 3	0.300	89.5	297.3	0.752	77.8	0.118	14.2	179.7	0.411	94.8
Sep 1	0.410	41.4	101.0	0.596	14.6	0.222	1.0	4.0		
Sep 2	0.142	0.0				0.000				

*A. infumata*

Month	male					female				
	$\alpha$	$\hat{M}$	$\hat{N}$	$\hat{\phi}$	$\hat{B}$	$\alpha$	$\hat{M}$	$\hat{N}$	$\hat{\phi}$	$\hat{B}$
May 1	0.041	0.5	9			0.000				
May 2	0.060	2.6		0.363		0.000				
May 3	0.060					0.000				
Jun 1	0.000	0.0				0.000				
Jun 2	0.073	4.8	9	0.944		0.000				
Jun 3	0.020					0.000				
Jul 1	0.024	0.0				0.000				
Jul 2	0.000					0.000				
Jul 3	0.027	0.0				0.000				
Aug 1	0.000					0.000				
Aug 2	0.035	7.3				0.000	0			
Aug 3	0.037	2.6	4	0.125		0.111	0			
Sep 1	0.102	4.3	9	0.466		0.000				

したが、個体数は数百頭どまりだった。セグロの成虫は少ないながらも春から秋まで発生していた。捕獲された場所はニホンとカブラは主に栽培種付近であったが、セグロはイヌガラシやその周辺の雑草であった（表2）。

## ② 成虫の移動距離

再捕獲された個体の大部分は放逐場所から100m以内しか動いていなかった（図15）。しかし、数百m動いた個体もしばしばあった。さらには数日の内に2km以上動いた個体もみられた。この結果は、3種の成虫が食草のパッチ間を活発に動いていたことを示すとともに、近隣の地域間を行き来できる可能性をも示唆している。

## ③ 両性間での動きの違い

両性間での動きの活発さの違いを性比を基に推測した。3種ともに羽化成虫の性比は雌に偏っていたが、捕獲成虫の性比は雄に偏っていた（表17）。つまり、羽化成虫と捕獲成虫では性比は完全に逆転していた。

この性比の逆転現象に影響する要因として以下の5つの可能性を指摘することができる。(1) 雌成虫の寿命が雄成虫の寿命に比べて極端に短い。(2) 雌成虫に極端に偏った捕食圧が存在する。(3) 雌は雄とはまったく異なった場所で休息している。(4) 調査地内で雌成虫の方が雄成虫より活発に飛翔している。(5) 調査地内外への移出入は雌成虫のほうがより活発である。



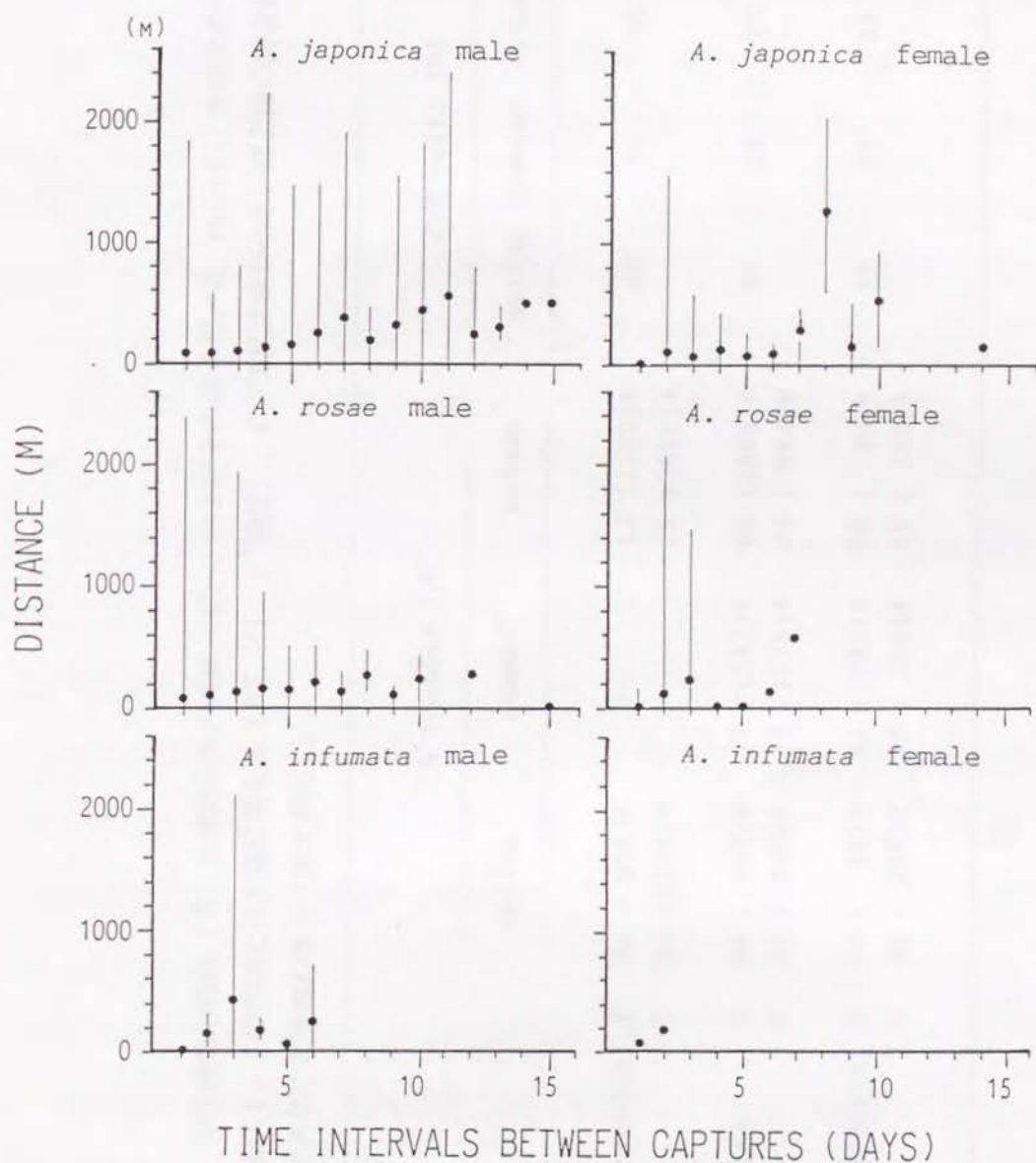


図 15 再捕された個体の直線移動距離。●印は平均値を、縦線はレンジを示している。調査地域の大きさからして2800m以内の動きまで捉えることができる。

表 17 羽化成虫の性比 ( $E$ ) と捕獲成虫の性比 ( $C$ )、およびその比 ( $C/E$  ratio)。\*の印のついた値は 1 : 1 の性比とは有意に異なる ( $P < 0.001$ ,  $\chi^2$  検定)。 $C/E$  比は値が小さいほど雌の動きが活発であることを窺わせる (本文参照)。

		% females ( $N$ )			$C/E$ ratio (%)		
		spring	summer	autumn	spring	summer	autumn
<i>A. japonica</i>	$E$	84 ( 879)*	--	84 (1299)*	43	--	35
	$C$	36 (3269)*	--	29 (2066)*			
<i>A. rosae</i>	$E$	81 ( 583)*	77 (1253)*	68 (2669)*	42	22	35
	$C$	34 ( 200)*	17 (1575)*	24 ( 784)*			
<i>A. infumata</i>	$E$	92 ( 49)*	91 ( 138)*	80 ( 80)*	36	27	24
	$C$	33 ( 346)*	25 ( 328)*	19 ( 165)*			

これらの要因のうち (1) ~ (3) の要因は重要ではないと考えられる。

(1) に関しては室内実験の結果から生理的には雌成虫の寿命の方がむしろ長いことがわかっている (表 14)。(2) に関しては、3種のハバチの成虫は味が悪いために捕食性の脊椎・節足動物から避けられていると考えられる (西田と常喜, 1989; 4章)。したがって、性比を逆転させるほどに雌に偏った捕食圧があるとは考えにくい。(3) に関しては、調査地内の様々な場所で捕獲を繰り返したが、飛翔中の個体はほとんど捕獲されておらず、かつ両性が捕獲された場所は食草近辺で似通っていた (表 2)。したがって、特に雌だけが別の場所で休息するとは考えにくい。

成虫の捕獲は調査地域内をくまなく歩き回って行ったが、捕獲場所はほとんどがアブラナ科植物上または周辺の雑草上で、それ以外の場所を飛翔中の成虫は小さくてすばしっこいために発見することも追いかけて捕獲することも困難であった。したがって、(4) と (5) の要因が性比の逆転を起こしている可能性が強いと考えられる。すなわち、雌成虫は雄成虫よりもかなり活発に動いていることが窺える。

#### ④ 種間での動きの違い

先に論じたように、雌成虫の飛翔は羽化成虫性比と捕獲成虫性比を逆転させるほどに活発であった。そこで、羽化成虫性比に対する捕獲成虫性比の比 ( $C/E$ 比) は、食草以外の場所を飛翔中の雌の度合を示すことになり、雌の動きの活発さの指標となり得る。この場合、 $C/E$ 比が小さいほど雌の動きは活発であったといえる。

春と秋にはニホンとカブラの  $C/E$ 比は同様に、比較的大きな値で



あった（表17）。夏のカブラで最も小さい  $C/E$  比がみられた。これを除けばセグロの  $C/E$  比は年中小さかった。これらのことから、春と秋にはニホンとカブラは同程度の活発さであったこと、夏世代のカブラの雌は3種の中で最も活発に動き回っていたこと、セグロの雌は一年中活発に動き回っていたことが考えられる。

#### ⑤ 令による動きの違い

成虫の日令に応じた動きの違いを調べるために、雌成虫の日令を3つの令期に分けて令構成を検討した。ニホンでの羽化日から3つの令期に達するまでの日数（表18）と野外網室の中での生存曲線（図16）を基に雌成虫の令構成を推定すると、令期1は約79%、令期2は約18%、令期3は約3%であった。この令構成が捕獲成虫にも当てはまる場合、どの令期の成虫の動きも同様の活発さであったものと解釈できる。

ニホンとカブラでは捕獲された雌成虫の令構成は網室での令構成と似通っていた（表19）。しかし、セグロでは、捕獲された雌成虫は若い雌が少なかった。したがって、ニホンとカブラではどの令期の雌成虫も同様の活発さで動いていたが、セグロでは若い雌成虫が特に活発に動いていたと考えられる。

### 4節 考察

3種のハバチ成虫の動きはどの種でも活発であったが、雌成虫の動きは雄成虫よりさらに活発であると考えられた。その雌成虫の動きに

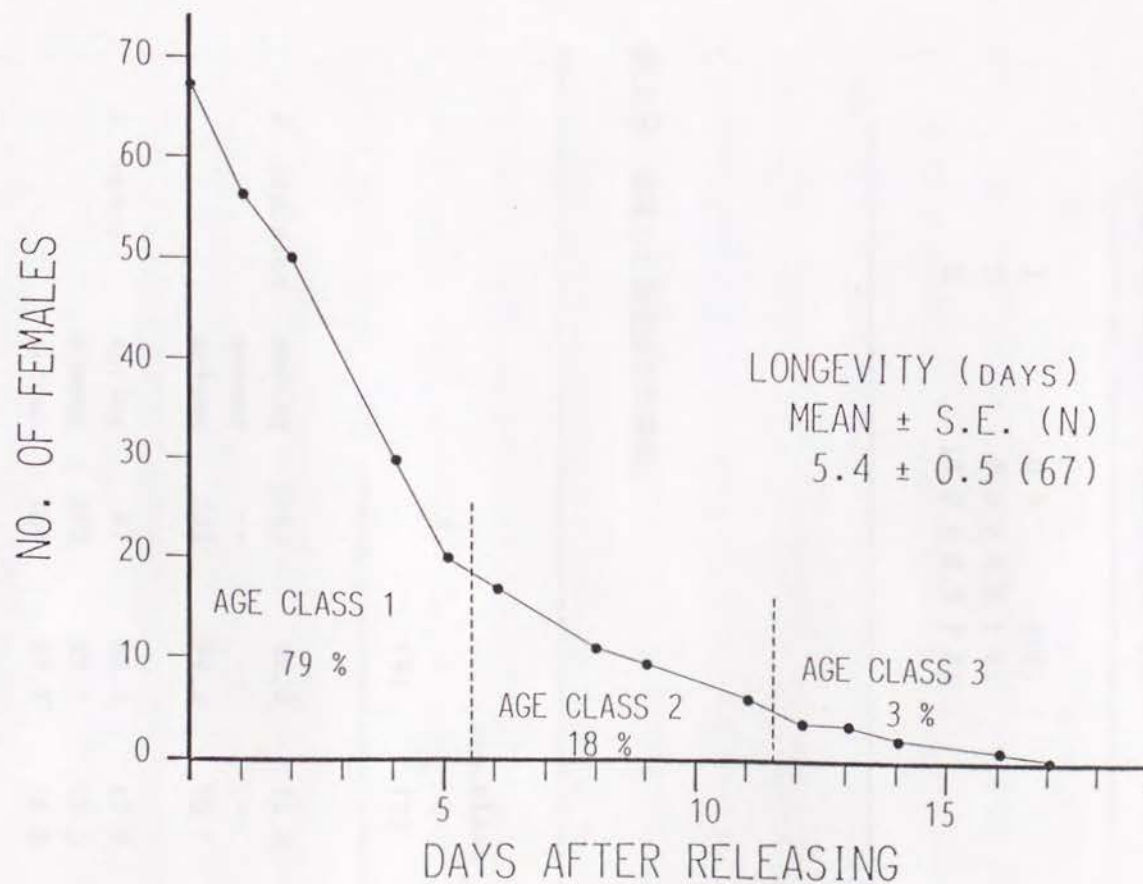


図 1 6 野外網室内でのニホン成虫の生存曲線と推定された令構成。

表 18 腹部の空隙の度合から区別した3つの令期に達するまでの羽化後日数。  
ニホンカブラハバチを25℃で飼育した場合。

Age class	Time (days) of the first day	
	mean $\pm$ S.E. (N)	
1	0.0	(12)
2	5.9 $\pm$ 0.9	( 9)
3	12.0 $\pm$ 0.5	( 6)

表 19 捕獲した雌成虫の令構成。

		N	age class		
			1 (%)	2 (%)	3 (%)
		-----	-----	-----	-----
<i>A. japonica</i>	spring	1162	88.0	11.8	0.2
	summer	--	--	--	--
	autumn	592	84.1	15.7	0.2
<i>A. rosae</i>	spring	67	82.1	17.9	0.0
	summer	263	83.7	16.3	0.0
	autumn	184	87.5	12.0	0.5
<i>A. infumata</i>	spring	111	40.5	59.5	0.0
	summer	83	37.4	62.6	0.0
	autumn	32	62.5	37.5	0.0



は以下のような種間での違いが示唆された。ニホンとカブラの雌成虫は春と秋には同様に活発に動いていた。夏には、ニホンは発生しなかった。その時期、カブラの雌成虫には3種の中で最も活発な動きがみられた。セグロの雌成虫は夏のカブラを除くと年中最も活発に動いており、特に、若い雌成虫が活発であった。

昆虫の動きは生息場所の空間構造と密接な関係があり、生息場所内のパッチ間の分散 (dispersal) と生息場所間の移動 (migration) に分けることができる。この調査地内には100以上のアブラナ科栽培種の畑および野生種群落が存在していた。そして、この調査地は幅1 km以上にわたる杉林によってアブラナ科植物の生える他の地域とは隔離されていた。これらのことから、各食草群落をパッチ、この調査地全体を生息場所とみなすことができる。すると3種のハバチの雌成虫の動きのパターンは次のようであったと解釈することができる。春や秋のように食草が豊富にあり、生息場所が好適な時には、ニホンとカブラの雌成虫は生息場所内でパッチ間を分散をしていたと考えられる。しかし、夏のように、食草が乏しくなり生息場所が不適になると、カブラの雌成虫は非常に活発な動きをみせた。これは他の生息場所への移動があったものと解釈できる。カブラが高い移動性を持つことは、ヨーロッパでこの種の長距離移動中の群飛が観察されていることから支持される (Benson, 1962)。一方、セグロは栽培種の消長とは関係なく、季節を通して活発な動きをみせた。おそらく主要食草であるイヌガラシを求めて調査地内を活発に分散していたものと考えられる。特に若い雌成虫には内発的分散が起こっていたものと考えられる。

このように、同じ地域に生息する近縁3種の間で、まったく異なった動きのパターンが示唆された。この原因として、各ハバチが異なった食草の時間的空間的分布に対応していたことが考えられる。各ハバチの主要食草は、カブラでは栽培種、セグロではイヌガラシ、ニホンではタネツケバナ属であった（3章）。また、成虫は開花前に多くみられる新葉にしか産卵しなかった（3章）。カブラの主要食草である栽培種、特に主要な産卵対象となる播種後間もない若い植物の量は、生息場所単位で大きく変動していた。例えば、平野部やこの調査地では夏になると若い栽培種が一斉に枯渇したが、山間部では夏でも豊富に存在していた（4章）。このような資源の分布に対応するように、カブラは旺盛な移動性をみせた。セグロの主要食草であるイヌガラシは、どの生息場所にもあるが量的には乏しく、特に産卵対象としては一時的にしか利用できなかった（3章）。その一時的なパッチの分布に対応するように、セグロは日常活発な分散を繰り返していたと考えられる。一方、ニホンの主要食草であるタネツケバナ属の植物は、春と秋にのみ新葉を展開し、利用可能だった（3章）。夏の新葉の枯渇は移動範囲内ではどの生息場所でも同様に起こっており、ニホンはこれを移動や分散によって避けることはできなかった。



## 第7章 休眠の実態と生態的意義

### 1節 はじめに

昆虫の生活史は生息場所環境の季節的变化と密接に関わりながら進化してきた。その中でも夏眠は多くの昆虫にみられる季節適応であり、昆虫の生活史の解明に重要な現象である (Masaki, 1980)。一般に夏眠は夏の暑さや乾燥に対処する適応であるとみなされてきた。これは、夏眠していない状態では高温や乾燥に耐えられない場合でも、夏眠した状態であれば高温耐性や乾燥耐性が増し生き延びることができるという生理学的な情報を基にした認識である (Andrewartha and Birch, 1954; Danilevsky, 1965; Beck, 1980; Recklefs, 1990)。しかし、高温や乾燥に対しては生理的・行動的な別の回避方法が存在しているのも事実である (Masaki, 1980; Tauber et al., 1986)。実際にも休眠せずに極端な温度環境で暮らす種がみられる。また、それほど極端な環境にならない温帯でさえ夏眠してしまう種が数多く存在しているし、同一地域で夏眠する種としない種が混在することもよくあることである。休眠は生活史の特定の段階だけに関わっているのではなく、生活史全体と密接な関係をもっているはずである (Tauber and Tauber, 1981; Danks, 1987; Wolda, 1988)。その意味では、食草や天敵といった生態的要因は生活史全体とより複雑な相互関係にある (Ahmad, 1983; Strong et al., 1984; Howe and Westley, 1988)。したがって、夏眠は単に高温や乾燥に対する適応というだけではなく、生物的な要因、特に食物供給や天敵圧に対する適応である可能性も考



えられ始めている (e. g., Masaki, 1980; Danks, 1987)。そこで、夏眠を進化してきた究極要因を探るためには、夏眠する種と夏眠しない種を両方含む同所的近縁種の生活史とその生息場所環境を比較することが有効であろう。

カブラハバチ属3種のハバチはともにアブラナ科植物を食草として、日本各地で共存している。3種のハバチには季節消長(4章)や化性(5章)に違いがみられた。そしてニホンには夏眠が存在することが示唆されている(Abe, 1988; 5章)。これら3種は一見似通った食草を利用しているが、主要食草は異なっており(3章)、その時間的空間的分布に応じた移動性の違いが示唆されている(6章)。

この章では、3種のハバチの野外での休眠の実態を調査するとともに、微生息場所の日長条件と各ハバチの光周反応を調べ、ニホンのみが野外で夏眠することを確認しようとした。そして、ニホンの夏眠は、夏の暑さという気候的要因が原因ではなく、食草の時間的空間的分布への対応という生態的要因が究極原因となっていることを考察した。

## 2節 方法

野外での休眠の有無を明らかにするために、1989年から1991年の5月から12月にかけて3令から5令の幼虫を調査地域(図1)から採集した。採集した幼虫は京大実験圃場の小屋内(大きな窓があり、夜間の点灯はない)で自然状態に近い温度日長条件で営繭時まで飼育した。営繭後は20℃の恒温室に入れ、自然日長に保った。そして、羽化までの日数を記録した。この繭期間を通常の発育におけ

る繭期間（5章参照）と比較して、休眠率を推定した。

このデータの集計のために野外調査の期間を春・夏・秋の3つの季節に分け、ニホンの幼虫がほとんど発生していない7月から9月を夏とし、その前を春、その後を秋とした（4章参照）。

幼虫の微生息場所の日長条件を、理科年表の京都市での日の出と日の入りの時間から推定した。日の出から日の入りまでの時間に30分加えた時間を有効な日長とした。

3種のハバチの休眠を誘起する温度日長条件を調べた。15℃と20℃では9時間から16時間の間1時間刻みの日長で全幼虫期間を飼育し、25℃では12時間から16時間の日長で幼虫を飼育し、繭期間を調べた。幼虫の餌はダイコンあるいはカブの葉とし、各条件毎になるべく40個体以上の繭期間のデータを得られるように配慮した。通常の発育での繭期間（5章参照）と比較して各個体の休眠誘起の有無を判定し、休眠率を求めて光周反応曲線を描いた。

野外での夏眠期間をニホンについて調べた。15℃あるいは20℃の16時間日長の条件で夏眠を誘起させたニホンの繭を、野外で営繭が盛んになる6月中旬に調査地A（花背）のヒロハコンロンソウ群落と調査地D（鞍馬）のワサビ群落、京大実験圃場の3箇所に設置した（図1）。繭は200ccの透明プラスチック容器に入れ、さらにこれらの容器を35×25×20cm<sup>3</sup>のプラスチック容器にいれて、蓋の部分が地表部にくるように土に埋めた。1週間に1回の割合で成虫の羽化の状態を調べた。

### 3節 結果

#### ① 野外での休眠の有無

ニホンの幼虫は春と秋にのみ野外から採集でき、カブラとセグロは春から秋まで採集することができた。秋に採集した個体は3種ともに非常に長い繭期間であった(図17)。春に採集した個体はニホンのみが長い繭期間であった。春と夏に採集したカブラとセグロの繭期間は短かった。これらのうち、長い繭期間は通常の発育から考えられる繭期間(表12)とはかなり異なっており、休眠と考えられた。すなわち、秋には3種のハバチはともに冬眠にはいること、また、ニホンだけは春に夏眠にはいることが窺われる(表20)。

#### ② 微生息場所の日長条件

日長は、春には15時間ほどあったが、季節の進行とともに徐々に短くなり、秋の終わりには11時間以下となった(図18)。

#### ③ 休眠誘起の温度日長条件

3種は低温短日条件で冬休眠にはいったほか、ニホンだけは温度に関わりなく長日条件で夏休眠にはいった(図19)。つまり、3種はともに秋の低温短日条件で冬休眠にはいるほか、ニホンだけは春の長日条件で夏眠にはいることが確認できた。



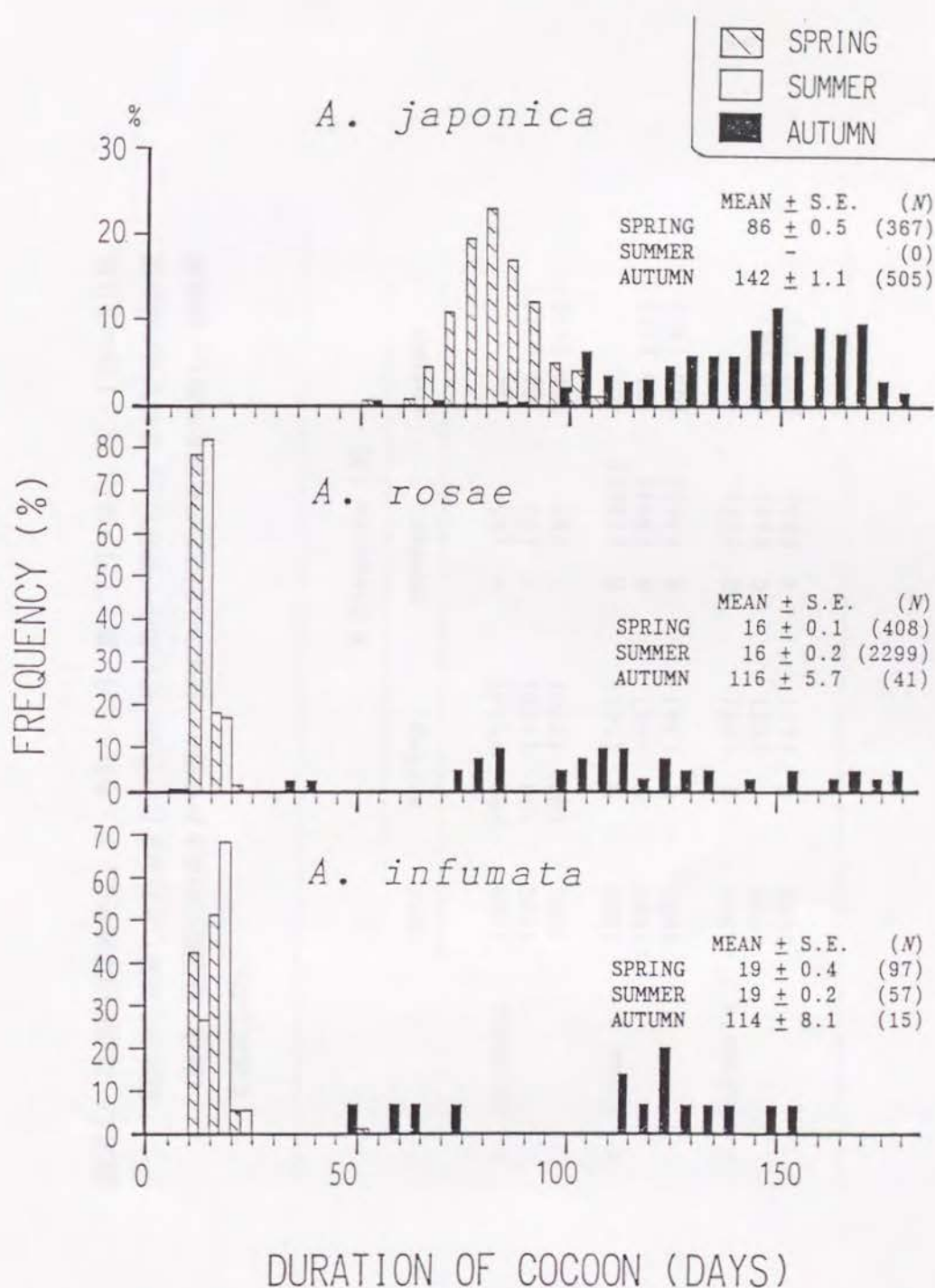


図17 野外から採集した幼虫を自然日長で育て、繭になってから20℃に入れたときの繭期間（前蛹・蛹期間）。SPRING：春（5～6月）、SUMMER：夏（7～9月）、AUTUMN：秋（10～12月）。

表20 休眠率の季節変化。春：5月～6月、夏：7月～9月、秋：10～12月。  
 野外から採集した幼虫を自然日長に近い条件で飼育した。20℃での繭期間  
 （前蛹・蛹期間）の長さから個々の個体の休眠誘起の有無を判別し、休眠率  
 を推定した。

	year	% diapause ( <i>N</i> )		
		spring	summer	autumn
<i>A. japonica</i>	1989	100 (240)	- (0)	---
	1990	100 (128)	- (0)	100 (313)
	1991	100 (170)	- (0)	100 (192)
<i>A. rosae</i>	1989	0 (296)	0 (1522)	---
	1990	0 (32)	0 (374)	100 (11)
	1991	0 (34)	0 (355)	100 (40)
<i>A. infumata</i>	1989	2 (59)	0 (22)	---
	1990	6 (32)	0 (14)	100 (8)
	1991	0 (11)	4 (23)	100 (7)

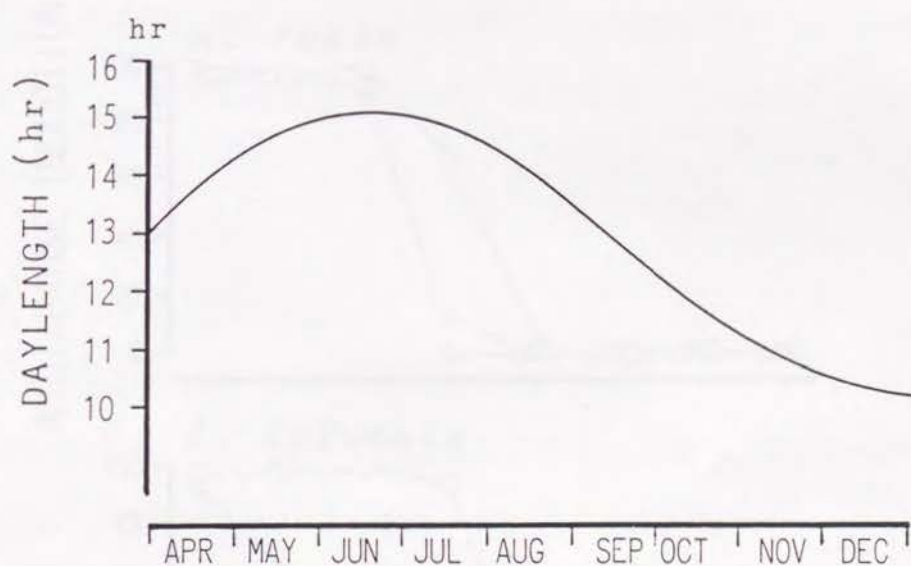


図18 幼虫微生物場所での日長の季節的变化。京都市の日の出から日の入りまでの時間に30分を足して有効な日長を推定した。



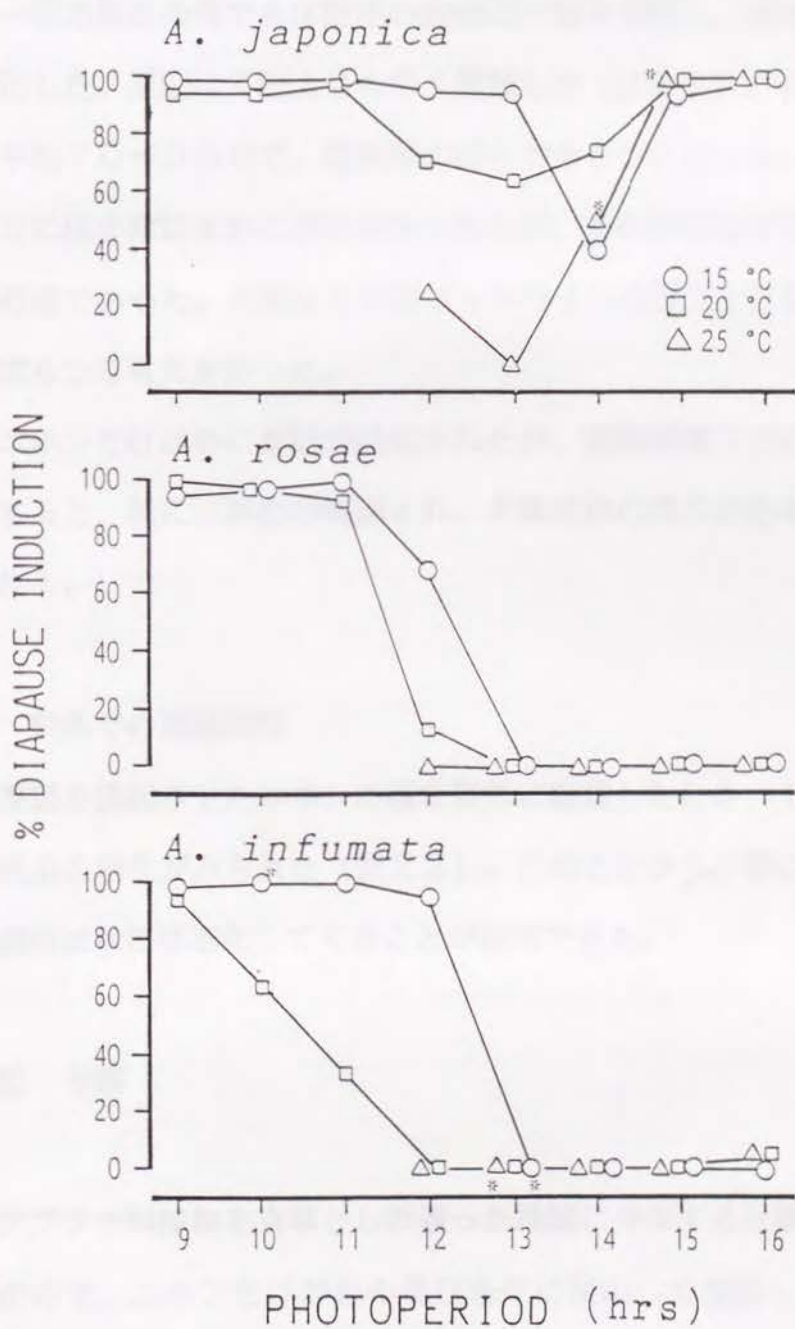


図19 3種のハバチの光周反応曲線。○: 15°C、□: 20°C、△: 25°C。  
各データは10個体以上をもとにして算出した。但し、\*の付いたデータでは9個体以下のサンプルしか得られなかった。

#### ④ 休眠個体の前蛹・繭期間

一定の温度条件でも休眠中の前蛹は休眠を覚醒し、蛹を経て成虫が羽化した。夏眠は冬眠よりも早く覚醒した（表21）。ニホンの夏眠は平均70～90日で、個体間のばらつきも小さかった。カブラやセグロには非常にまれに夏眠がみられたが、その期間は平均40～70日程度であった。冬眠はどの種でも平均100日以上と長く、個体間のばらつきも大きかった。

ニホンだけは春に夏眠が誘起されたが、実験環境下での休眠期間からすると、秋には休眠が覚醒され、再度成虫の発生があるものと予想される。

#### ⑤ 野外での夏眠期間

夏眠を誘起させたニホンの繭を野外に設置したとき、100日程度で成虫の羽化がみられた（表22）。このことから、春に休眠に入った個体は秋には羽化してくることが確認できた。

### 4節 考察

アブラナ科植物を食草とし似通った地域に分布する近縁3種のハバチの中で、ニホンだけが春の長日条件に反応して夏眠した。そして、夏を休眠状態の前蛹で過ごした後、秋に再度発生した。一般に夏眠を進化させる要因として、気候条件と資源供給、競争、天敵圧の4つがあげられている（Masaki, 1980; Danks, 1986）。これら4つの要因の中で、競争や天敵圧によるニホンの個体群の分布パターンに対する

表 2 1 休眠個体の繭期間（前蛹・蛹期間）。

		days, mean $\pm$ S.E. (N)	
		summer diapause	winter diapause
<i>A. japonica</i>	15°C	73.3 $\pm$ 0.3 (290)	119.4 $\pm$ 1.4 (253)
	20°C	74.8 $\pm$ 0.4 (493)	125.8 $\pm$ 4.6 (226)
	25°C	87.1 $\pm$ 0.8 (65)	----
<i>A. rosae</i>	15°C	65 (1)	165.9 $\pm$ 3.1 (198)
	20°C	54.3 $\pm$ 2.0 (3)	134.3 $\pm$ 2.4 (220)
	25°C	----	---
<i>A. infumata</i>	15°C	68 (1)	117.9 $\pm$ 2.1 (54)
	20°C	63.5 $\pm$ 17.5 (2)	97.2 $\pm$ 7.9 (34)
	25°C	40 (1)	----

表 2 2 野外でのニホンカブラハバチ夏眠期間。

	duration of cocoon, days, mean $\pm$ S.E. (N)
Site A ( <i>C. appendiculata</i> )	98.5 $\pm$ 0.7 (58)
Site D ( <i>W. japonica</i> )	97.2 $\pm$ 0.6 (62)
Experimental field of Kyoto University	103.0 $\pm$ 0.9 (41)



影響は顕著ではなかった（4章）ので、ニホンの夏眠の進化的要因として考えにくい。一方、微生息場所の温度環境と食草の消長は個体群動態への影響が顕著であったので、進化的要因として考えることができる。

ニホンは他の2種に比べて高温耐性が乏しかった（5章）。したがって、高温耐性が乏しいために、ニホンは夏眠を発達させたというのは可能な説明の一つであろう。もしこれが正しいとしたら、ニホンの高温耐性が低いのはおそらくこの種の分布の中心が冷帯にあるためであり、温帯に分布を広げる際に高温を避けるために夏眠を発達させたものと予想される。しかしながら、3種のハバチは似通った地理的範囲に分布している（Abe, 1988）。しかもカブラハバチ属の分布はほぼ温帯域に限られている（Benson, 1962）。したがって、3種の温度耐性の違いは生息場所の地理的な違いによってもたらされたというより、むしろ同じ温帯の中での微生息場所の違いによるものと考えることができる。つまり、ニホンの高温耐性が低いのはその微生息場所を選ぶに至る主適応に付随した二次的な適応の結果であろう。

残された可能性は植物との関係である。3種のハバチにとって植物資源といったときには2通りある。一つは繁殖期間中の産卵植物であり、もう一つは発育期間中の食草である。産卵植物としては若い葉が好適であった（3章）ので、ハバチにとっては産卵の時期を植物が新葉を展開する時期に同調させる必要が第一にあると考えられる。3種のハバチはともにしばしば栽培種を利用していたが、主要食草は異なっており、ニホンはタネツケバナ属、カブラは栽培種、セグロはイヌガラシとの間に食草選択過程での密接な関係が示された（3章）。

そして、移動性に関してはすでにこれらの主要食草の時間的空間的分布への対応として説明できた（6章）。

ニホンの主要食草であるタネツケバナ属の植物は、春と秋にのみ新葉を展開し、夏には新葉はなかった（3章）。また、タネツケバナ属は川辺に生える宿根草なので、新葉の供給は同一場所で季節的に予測可能である。このことから、ニホンは主要食草であるタネツケバナ属の夏の新葉の枯渇を避けるために夏眠を発達させたものと考えられる。近畿地方以西に分布するもう一種のカブラハバチ属ハバチ、イヌノフグリハバチ (*A. kashmirensis*) はクワガタ類 *Veronica* (ゴマノハグサ科 *Scrophulariaceae*) を食草としている (奥谷, 1967) が、この食草も夏には枯渇しており、このハバチもニホンと同様夏眠をはさんで春と秋の年2世代の生活史を持っている (Abe, 1988)。このことから、カブラハバチ属での夏眠が食草の消長と密接な関係があるという推察が支持される。

一方、カブラとセグロの主要食草である栽培種とイヌガラシでは、産卵対象となる新葉は一時的で予測不可能ではあるものの（3章）、世代交代と移動あるいは分散を繰り返すことにより、一年中いずれかの地域で得ることができた（5、6章）。このために、これら2種には夏眠が発達しなかったのだろう。以上のように主要食草の時間的空間的分布は3種のハバチの夏眠の有無を矛盾なく説明することができた。

3種のハバチの発育の適温範囲は異なっていた（5章）。ニホンの主要食草であるタネツケバナ属は谷川の日陰に生えているので、幼虫の微生息場所は冷涼な温度環境となっている（5章）。これに適応し

た結果、ニホンの発育零点が低くなったと考えられる。また、タネツケバナ属の周りでは気温は夏でも30℃を越えることが少ない上、ニホンは夏眠してしまっているのに、高温耐性を高める適応はなかったのだろう。逆に、カブラとセグロは栽培種やイヌガラシなどのより高温の温度環境に適応したと考えられる。このように、発育適温範囲の違いは、それが原因となって夏眠を進化させたというより、むしろそれぞれが利用する微生物場所の温度環境に適応した結果、二次的に生じた違いと解釈することができる。



## 第8章 総合考察

昆虫の生活様式は利用可能な資源の時間的空間的分布様式に対応する中で発達してきたものと考えられる。このことを、アブラナ科植物 (Cruciferae) を食草とするカブラハバチ属3種のハバチ、ニホンカブラハバチ (*Athalia japonica*、以下ニホン)、カブラハバチ (*A. rosae ruficornis*、以下カブラ)、セグロカブラハバチ (*A. infumata*、以下セグロ) の比較を通して検証した。

3種のハバチの生活様式の成立ちを生息場所との関係から総合的に検討した結果、3種のハバチは一見アブラナ科の同種の植物を相互に利用して生活しているものの、独自の生活様式を密接に合わせた食草の存在が確認された。すなわち、ニホンは谷川の日陰に生える宿根草タネツケバナ属と密接な関係があった。この食草は、どの生息場所でも春と秋には新葉を展開したが、夏には新葉を展開しなかった。したがって、産卵対象となる新葉は夏には得られなかった。そこで、ニホンは春の長日条件に反応して夏眠に入り、夏を休眠状態で土壌の中で過ごした後、秋に再度発生した。その結果、ニホンはタネツケバナ属のフェノロジーに同調して発生し、春と秋の2世代となった。また、タネツケバナ属の生える冷涼な温度環境へ二次的に適応して、ニホンの発育適温は低い範囲にあると考えられた。一方、カブラは栽培種に適応していた。この食草は予測不可能な形で大規模に出現したり消滅したりしており、餌資源として非常に不安定であった。カブラは播種後間もない若い植物を産卵植物としており、これを求めて生息場所間を移動しながら、年6世代を繰り返していたと考えられた。セグロは、

攪乱地で他の雑草と混じり合っているイヌガラシに適応していた。この食草はどこにでもあるが量的には僅かな上、産卵対象となる新葉の出現は一時的であった。したがって、この食草は生息場所内を丹念に探索することで得られるので、セグロの雌成虫、特に頻繁に産卵する羽化後間もない若い雌成虫は、非常に活発な分散をしていると考えられた。そして、この食草の現存量や世代数に対応するように、セグロは年中少ない個体数で3～5世代を繰り返していた。

以上のように、3種のハバチはアブラナ科植物の一見似通った食草を利用していたが、各ハバチが結び付いている主要食草は異なっており、その利用可能な植物部位の出現パターンに対応して、移動性、休眠性、世代数といった生活様式の側面が発達してきたことが示唆された。つまり、生活様式の基本的側面は利用可能な資源の時間的空間的分布様式に対応する中で発達してきたと推論できる。

本研究で問題とした生活様式側面の一つ休眠性は、これまで昆虫側の生理的機構面と生息場所環境の気候的要因との関係を中心に検討されてきた。そのため、特に夏眠性については夏の暑さや乾燥といった気候要因への対処を主とした適応であると考えられてきた (Andrewartha and Birch, 1954; Danilevsky, 1965; Beck, 1980; Recklefs, 1990)。そして、食植性昆虫においてもそのような説明がなされてきた (e.g., Masaki, 1956; Masaki and Sakai, 1965; Oku, 1983)。しかし、これらの研究はいずれも昆虫の生理的特性を生息場所の定性的な傾向と結び付けて解釈したもので、生息場所の各環境要因の総合的検討に立脚したものとはいえない。また、冬眠については夏眠よりも多くの情報が蓄積されており、世代数の決定機構と



あわせて、季節適応の研究として盛んに検討されてきた。しかしながら、この季節適応の一連の研究でも、休眠の意義を考察する場合には、地理的個体群間での休眠性の違いを気候的条件と関連させて理解するというアプローチが中心であった (e.g., 正木, 1974; Masaki, 1978; Gotoh and Shinkaji, 1981; Takafuji et al., 1991)。これらの研究は生活史の調節の機構を明らかにしたはしたが、必ずしも休眠の進化の究極要因を探るには至っていないと思われる。一方、食植性昆虫と植物の相互関係に注目し、食草要因を中心に検討した研究から、食草のフェノロジーあるいは質的变化に対応して夏眠 (e.g., Feeny, 1970; Moony et al., 1980; Hare, 1983) や、冬眠 (e.g., Miller and Dingle, 1982; Keese and Wood, 1991; Knerer and Atwood, 1973; Phillips and Barnes, 1975) が調節されていることは示唆されてきた。しかしながら、これらの研究は気候的要因まで含めて、生息場所環境を総合的に検討したわけではなかった。

本研究では、生息場所の各種環境要因を総合的に比較検討して、ニホンの夏眠が食草の時間的空間的分布への対処として発達してきたことを示唆した。さらには、発育適温範囲や世代時間といった発育生理の特性は食草の微生息場所環境を効率的に利用できるよう二次的に発達してきた形質である可能性を指摘した。これまでの季節適応の研究は昆虫が微生息場所環境に逐次適応できる能力を持つことを示すものと解釈できる (e.g., Tauber et al., 1986; Danks, 1987)。つまり、気候への適応は他の主要因に付随する形で発達し得ると考えられる。したがって、現象的に休眠が気候への適応と見えても、生息場所環境を総合的に評価・検討すれば、食植性昆虫の生活史の進化におい



て、食草との相互関係など生物的要因が実際に大きいことが、今後次第に検証されていくものと思われる。

本研究で問題とした生活様式のもう一つの側面の移動性は、昆虫の日常生活範囲と移動範囲を区別して評価する必要がある。しかし、ハバチのような移動性の大きい昆虫を材料にしてこれを野外で実際に行うことは一般に困難である。本研究では、羽化直後と捕獲時の性比の違い等を基にした、ハバチの動きの活発さを表す有効な間接的指標を見つけ、それと生息場所環境を比較することで相対的評価の糸口をつかむことができた。

本研究では、昆虫の日常生活範囲を複数含む空間スケールすなわち移動範囲を考慮して、生息場所と生活様式の関係を探った。そして、生息場所の時間的変動と空間的変動を同時に検討した結果、近縁種が資源の分布様式に対応して異なった移動性と休眠性を発達させていることが示唆された。生息場所の時間的空間的変動に対処する方法として、移動と休眠が基本的戦略であり、かつ代替戦略となっていることは、1970年代の生活史戦略論議の中での中心的な課題である「生息場所と生活様式の関係」についての結論の一つとして、habitat templet 説の中で理論的に示された (Southwood, 1977)。この habitat templet 説では、当初から、生息場所の時間的不均質性を世代時間から評価し、空間的不均質性を昆虫の日常生活範囲から評価する必要のあることを、明快に指摘していた。また、生息場所の好適性を、移動や休眠をした場合の危険を考慮した増殖率で表すべきであることを指摘していた。そして、その好適性の時間的空間的分布から、移動性や休眠性を含め生活様式の成立を理解しようというもの

であった。この考え方自体は非常にわかりやすく、経験的事実にも合致するものであった。そして、その後、行動生態学的モデルからも追試されてきた (e.g., Cohen and Levin, 1987; Tsuji and Yamamura, 1992)。また、地理的個体群間での移動性と休眠性の違いを実験室内で調べた結果や、休眠性や翅型などの遺伝的な解析を基にして、移動と休眠が代替戦略として発達し得ることも検証されてきた (e.g., Dingle, 1978b; Vepsäläinen, 1978; Fujisaki, 1986)。

しかし、重要なのは生息場所と生活様式の関係をつかむことである。これらの実験的検証例は、種々の環境条件の総合的評価がなされていないという点で、厳密に生息場所と生活様式の問題にしたものとはいえない。野外での生息場所はどんなものであり、それを利用するために種はどのような生活様式を持つに至ったのか、生息場所と生活様式を総合的に検討した野外研究のみがこの一般論を検証することができよう。このような野外研究がこれまで現れず、この仮説が検証されなかったのは、先にも論じたように生息場所の時間的空間的変動の扱いの難しさ、すなわち生息場所環境の評価方法と空間的不均質性の扱い方の問題のためである。本野外研究では、あえてこれらの諸問題に取り組み、これらのハバチにおける生息場所の変動と移動・休眠との関係のアウトラインをとらえることができた。

さらに、本研究では、生息場所の好適性は利用可能な資源という形で評価可能であり、その変動パターンを時間と空間の両面から検討することにより、昆虫の生活様式の成立ちの理解が可能であることを示してきた。すなわち、一連の生活史戦略論では増殖率が重要なパラメータと考えられてきたが、様々な環境要因と昆虫の特性を基に算出



される増殖率という数値が生息場所の好適性の評価基準として唯一・  
万能なわけではなく、利用可能な資源の時空的変動のパターンもまた  
重要かつ有効な環境の評価方法であると考えられる。個体群動態や群  
集構造を理解する上で、このことはしばしば指摘されてきた (e. g.,  
Fretwell, 1972; Price, 1984; Strong, 1984; Wiens, 1984)。し  
かし、本研究のように、実際にそれを用いて生活様式を検討した研究  
は未だ数少ない (e. g., Rausher, 1981; Ohsaki and Sato, 印刷  
中)。特に、空間的変動まで含めて検討した例は皆無に近い。

本研究でとった方法は、結果的には、habitat templet 説と利用  
可能な資源の考え方を両方取り入れた、個体群生態学的方法といえる。  
野外個体群の研究におけるこのようなアプローチの一般的な有効性の  
検証は今後の研究例の蓄積を待たなければならない。また、対象種に  
応じて様々な修正が必要だろう。昆虫にとっての利用可能な資源は、  
昆虫自身の適応的变化により、また、食物側の対抗策により、新たな  
食物や競争種、天敵の出現により、過去に実際に変化してきたし、こ  
れからも変化していくであろう。カブラハバチ属の場合もむろんその  
例外ではありえない。ただし、ここで注意しなければならないのは、  
一つの環境と一つの生活様式側面がそれだけの対応関係で変化してい  
くとは限らないことである。例えば、タネツケバナ属に依存してきた  
ニホンハバチは、現在多くの場所で栽培種を利用して生活している。しかし  
ながら、ニホンハバチはカブラのような生活史戦略をとらず、相変わらず、  
夏眠する性質を保持し続けている。これは、たとえ夏眠をなくしたと  
しても、ニホンハバチはタネツケバナ属に適応した結果高温耐性を欠如して  
いるので、夏に高温となる栽培種を利用できないためと考えられる。



このように、食性、休眠性、温度耐性などといった生活様式の各側面は相互に結び付きながら変化しているはずである。したがって、昆虫の生活様式を理解するためには、様々な要因が関与して時間的にも空間的にも変動している生息場所の環境諸条件を総合的に把握・解析する、個体群生態学独自の方法論を確立していく必要があると考えられる。このようなアプローチによる実証的野外研究が蓄積されていけば、やがて植食性昆虫と植物の相互関係を含めた新たな生活史戦略論の骨組みが構築されていくものと期待される。

## 要 約

昆虫の生活様式は生息場所をより効率的にその繁殖に利用できるよう発達してきたと考えられる。その生活様式には世代時間や世代数、移動性、休眠性、食草選択など様々な側面が含まれている。一方、生息場所にも様々な環境要因が関与しており、時間的にも空間的にも変動している。昆虫の生活様式の基本的側面はこうした生息場所の変動様式に対応して発達してきたものと考えられる。本研究では、アブラナ科植物を食草として日本各地に共存するカブラハバチ属3種のハバチ、ニホンカブラハバチ (*Athalia japonica* (Klug)、以下ニホン)、カブラハバチ (*A. rosae ruficornis* Jakovlev、以下カブラ)、セグロカブラハバチ (*A. infumata* (Marlatt)、以下セグロ) の野外個体群の比較を通して、植食性昆虫の生活様式の成立ちを明らかにしようとした。主要な結果は以下の通りである。

3種のハバチの食性幅を明らかにするために、野外での食草の利用状況を調べたところ、3種はともにダイコン、カブ、ハクサイなどキャベツを除く栽培種をよく利用した。しかし、野生種の利用は種間で異なり、ニホンはタネツケバナ属を、セグロはイヌガラシをしばしば利用し、カブラは野生種を利用しなかった。ニホンとセグロはこれらの野生種がないときに限り栽培種を利用した。

食草選択を、成虫による生息場所の環境選択、各食草での雌成虫の産卵適性、および幼虫の発育適性から検討したところ、全ての段階で好適な食草は、ニホンではタネツケバナ属、カブラでは栽培種、セグロではイヌガラシであり、野外で利用している主要な食草との強い結

び付きが明らかになった。

産卵雌にとり、食草の新葉のみが利用可能な植物部位であった。そのため、各食草の資源としての特性は新葉の展開期の違いにより大きく異なっていた。ニホンの主要食草であるタネツケバナ属は春と秋にのみ新葉を展開し利用可能だった。カブラの主要食草である栽培種は、年間を通して何処かの生息場所で利用可能だが、生息場所単位で大きく変動する資源だった。セグロの主要食草であるイヌガラシは、どの生息場所でも年間を通して利用可能だが、量的には乏しく、不安定な資源であった。

個体群の時間的空間的変動パターンを京都市の平野部から山間部に至る広い地域で調べたところ、幼虫の発生パターンは、平野部では3種とも春と秋に多く発生し、真夏に発生しない二山型であった。山間部ではニホンは平野部同様に夏に発生しない二山型であったが、カブラとセグロは夏に多い一山型であった。また、セグロには他の2種より個体数が少ないという特徴があった。

個体群の分布パターンの規定要因として、食草量と微生息場所の気温、種間競争、寄生者、捕食者といった環境要因を比較した。ニホンが平野部の夏に発生しないのは食物不足あるいは高温のため、山間部の夏に発生しないのは主要食草の枯渇あるいは高温のためと考えられた。カブラとセグロが平野部の夏に発生しないのは食物不足のためと考えられた。

世代数を推定するために、飼育温度を変えて3種のハバチの発育の特性を調べたところ、発育零点はニホンでは他の2種より低く、高温耐性も乏しかった。世代時間はニホン、セグロ、カブラの順に長かつ



た。調査地での実際の食草条件と温度条件から推定した世代数は、ニホンは春と秋の2世代、カブラは6世代、セグロは5世代であった。

3種のハバチの移動性を明らかにするために、成虫の標識再捕を行ったところ、3種の成虫とも動きは活発であり、生息場所間の移動も可能と考えられた。また、性比や令構成の変動といった間接的な指標を基に動きの活発さを評価したところ、どの種でも雌成虫が雄成虫より活発に動いていると考えられた。そして、その雌の動きは種間で異なっており、カブラは夏の移動が顕著であり、セグロは特に若い雌成虫が年中活発に分散していることが示唆された。しかし、ニホンには顕著な移動性は示唆されなかった。これら3種の動きの違いは主要食草の存在様式に対応したものだった。

野外から季節を通して幼虫を採集し、飼育条件下で休眠の有無を調べたところ、3種は前蛹とともに冬眠したほか、ニホンだけは夏眠した。さらに室内飼育で得た幼虫を温度と日長の条件を変えて飼育したところ、3種はともに秋の条件にあたる低温短日で休眠したほか、ニホンだけは温度に関わりなく春の日長に近い長日条件でも休眠した。そして、春に夏眠に入ったニホンは秋には休眠覚醒し再度発生した。

ニホンだけが夏眠する要因として食草の枯渇と高温耐性の欠如が考えられたが、究極的要因としては食草の枯渇が示唆された。ニホンの主要食草であるタネツケバナ属は冷涼な溪流沿いに生え、春と秋に新葉を展開し、夏には産卵適期の資源を枯渇する。3種はともに温帯地域に分布しているので、ニホンの高温耐性の欠如は夏眠の原因ではなく、食草生育地の冷涼な温度環境に二次的に適応した結果と考えられる。

以上、生息場所と生活様式を総合的に検討した結果、3種の近縁なハバチは、主要食草の利用可能な植物部位の時間的空間的存在様式に対応する中で、それぞれ、世代数や移動性、休眠性といった生活様式の基本的側面を発達させてきたことが示唆された。そして、これら近縁3種を通して、移動と休眠は生息場所の変動に対処するための代替戦略であるとの結論を得た。このことは、生活史戦略論議で議論された生息場所と生活様式の関係についての主要な結論の一つである。しかし、これまで野外からの検証例はなく、理論的考察にとどまっていた。本研究では、生息場所の時空的不均質性を正面から問題にすることによって、この一般論を検証することができた。

## 謝 辞

本研究に対し懇切なご指導を終始いただいた京都大学昆虫学研究室の大崎直太博士に心から感謝の意を表します。同研究室のスタッフの皆様には様々な形でお世話になり、深く感謝いたします。久野英二教授には研究計画や論文作成時等折りにふれて貴重な御教示をいただきました。高藤晃雄博士、井上民二博士（現在、京大生態学研究センター）、西田隆義博士には数々の御助言や激励をいただきました。また、神戸大学の内藤親彦教授にはカブラハバチ属の分類学について御教示いただきました。九州大学の嶋洪博士にはハバチの寄生者であるヤドリバエの分類をしていただきました。両先生に御礼申し上げます。大串隆之博士（現在北海道大学）と井上弘博士（現在アース環境サービス）には、研究の初期にフィールドワークの心構えを伝授していただきました。P-M. So博士（現在 Agriculture and Fisheries Department of Hong Kong）には投稿論文の英文校閲をしていただきました。角谷岳彦氏には計算機の有効な利用方法を教えていただきました。これら研究室の諸先輩方に感謝いたします。そのほかの先輩・後輩諸氏にも有形・無形のご援助をいただいたことに感謝します。最後に、私の生活を暖かく見守り、調査研究に協力してくれた妻伊知子に心から感謝します。



## 引用文献

- Ahmad, S. (ed.) (1983) *Herbivorous insects: host seeking behaviour and mechanisms*. Academic Press, N.Y.
- Abe, M. (1988) A biosystematic study of the genus *Athalia* Leach of Japan (Hymenoptera: Tenthredinidae). *ESAKIA* 26:91-131.
- Andrewartha, H. G. and L. C. Birch (1954) *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press. Chicago.
- Ayi, K. (1991) Population characteristics of the rice brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stal (Homoptera: Delphacidae) in west Jawa, Indonesia. Kyoto Univ. Ph.D. thesis N2376.
- Bach, C. E. (1980) Effects of plant diversity and time of colonization on an herbivore-plant interaction. *Oecologia* 44:319-326.
- Baker, R. R. (1969) The evolution of migratory habit in butterflies. *J. Anim. Ecol.* 38: 703-746.
- Beck, S. P. (1980) *Insect photoperiodism. 2nd edition*. Academic Press N.Y.
- Benson, R. B. (1962) A revision of the Athaliini (Hymenoptera: Tenthredinidae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent.* 11(7):335-382.
- Berenbaum, M. (1986) Post-ingestive effects of phytochemicals on insects: on paracelsus and plant products. P.121-153 In T. A. Miller and J. Miller (eds.) *Insect plant interactions*. Springer-Verlag. N.Y.
- Bernays E. and M. Graham (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69:886-892.
- Cohen, D. (1970) A theoretical model for the optimal timing of diapause. *Am. Nat.* 104:389-400.
- Cohen, D. and S. A. Levin (1987) The interaction between dispersal and dormancy strategies in varying and heterogeneous environments. In E. Teramoto (ed.) *Proc. Int. Symp. on Mathematical Biology*.
- Coley, P. D., J. P. Bryant, and F. S. Chapin, III. (1985) Resource availability and antiherbivore defense. *Science* 22:895-899.
- Comins, H. N. (1982) Evolutionary stable strategies for localized dispersal in two dimensions. *J. Theor. Biol.* 82:205-230.
- Danks, H. V. (1987) *Insect dormancy: An ecological perspective*.

- Biological survey of Canada monograph series No.1 Ottawa, Canada.
- Danilevsky, A. S. (1965) *Photoperiodism and seasonal development of insects*. Oliver and Boyd, London. (English translation)
- Denno R. F. and M. S. McClure (1983) Variability: A key to understanding plant-herbivore interactions. p.1-12. In R. F. Denno and M. S. McClure (eds.) *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press, N.Y.
- Dicke, M. D. and M. W. Sabelis (1983) How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Neth. J. Zool.* 38:148-165.
- Dingle, H. (ed.) (1978a) *Evolution of insect migration and diapause*. Springer-Verlag. Berlin.
- Dingle, H. (1978b) Migration and diapause in tropical, temperate and island milkweed bugs. p.254-276. In Dingle, H. (ed.) *Evolution of insect migration and diapause*. Springer-Verlag. Berlin.
- Ehrnlich, P. R. and P. H. Raven (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586-608.
- Ehrnlich, P. R., R. R. White, M. C. Singer, S. W. McKechnie and L. E. Gilbert (1975) Checkerspot butterflies: an historical perspective. *Science* 188:221-228.
- Elton, C. S. (1949) Population infospersion: An essay on animal community patterns. *J. Ecol.* 37:1-23.
- Feeny, P. (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51:565-1970.
- Feeny, P. (1976) Plant apparency and chemical defense. *Rec. Adv. Phytochem.* 10:1-40.
- Fretwell, S. D. (1972) *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ. Press. Princeton. N.J.
- Futuyma, D. J. (1986) *Evolutionary Biology (2nd ed.)* Sinauer Associates, Inc.
- Futuyma, D. J. and S. C. Peterson (1985) Genetic variation in the use of resources by insects. *Ann. Rev. Entomol.* 30:217-38.
- Futuyma, D. J. and S. Wasserman (1982) Food plant specialization and feeding efficiency in the tent caterpillars *Malacosoma disstiria* and *Malacosoma americanum*. *Entomol. Exp. Appl.* 30:106-110.



- Gilbert, L. E. and M. C. Singer (1975) Butterfly ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6:365-397.
- Gotoh, T. and N. Shinkaji (1981) Critical photoperiod and geographical variation of diapause induction in the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acaria: Tetranychidae). *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* 25:113-118. (in Japanese with English summary)
- Grant, P. R. (1986) Interspecific competition in fluctuating environments. 173-191. In Diamond, J. and T. J. Case (eds.) *Community ecology*. Harper & Row. N.Y.
- Greenslade, P. J. M. (1983) Adversity selection and the habitat templet. *Am. Nat.* 122:352-365.
- Hairston, N. G., F. E. Smith and L. B. Slobodkin (1960) Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.* 94:421-425.
- Hamilton, W. D. and R. M. May (1977) dispersal in stable habitats. *Nature* 269:578-579.
- Hare, J. D. (1983) Seasonal variation in plant-insect associations: Utilization of *Solanum dulcamara* by *Leptinotarsa decemlineata*. *Ecology* 64:345-61.
- Hare, J. D. (1990) Ecology and management of the Colorado potato beetle. *Ann. Rev. Entomol.* 35:81-100.
- Hassell, M. P. and T. R. E. Southwood (1978) Foraging strategies of insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:75-98.
- Hirano, K. (1985) Population dynamics of a phytophagous lady-beetle, *Henosepilachna vigintioctopunctata* (Fabricius), living in spatio-temporally heterogeneous habitats. I. Estimation of adult population parameters based on a capture-recapture census. *Res. Popul. Ecol.* 27:159-170.
- Horton, D. R., J. L. Capinera and P. L. Chapman (1988) Local differences in host use by two populations of the colorado potato beetle. *Ecology* 69:823-831.
- Howe, H. F. and L. C. Westley (1988) *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press. Oxford.
- Inoue, T. (1978) A new regression method for analyzing animal movement patterns. *Res. Popul. Ecol.* 20:141-163.



- Iwao, S. (1971) Dynamics of numbers of a phytophagous lady-beetle, *Epilachna vigintioctomaculata*, living in patchily distributed habitats. 129-147. In Den Boer, P. J. and G. R. Gradwell (eds.) *Dynamics of populations*. Proc. Adv. Study Inst. on 'Dynamics of numbers in populations'. Pudoc, Wageningen.
- Jolly, G. M. (1965) Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52:225-247.
- Johnson, C. D. (1981) Host preferences of *Stator* in nonhost seeds. *Environmental Entomology* 10:857-863.
- Kareiva, P. (1982) Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: Quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. *Ecological Monographs* 52:361-282.
- Keese, M. C. and Wood, T. K. (1991) Host-plant mediated geographic variation in the life history of *Platycotis vittata* (Homoptera: Membracidae). *Ecol. Entomol.* 16:63-72.
- Kishimoto, R. (1976) Synoptic weather conditions inducing long-distance immigration of planthoppers, *Sogatella furcifera* Horvath and *Nilaparvata lugens* Stal. *Ecol. Entomol.* 1:95-109.
- 北村四郎・村田源 (1961) 原色日本植物図鑑(中) 草本編(II) 離弁花類 保育社.
- Knerer, G. and C. E. Atwood (1973) Diprionid Sawflies: Polymorphism and speciation. *Science* 179:1090-1099.
- 久野英二 (1968) 水田におけるウンカ・ヨコバイ類個体群動態に関する研究. 九州農業試験場彙報 14:131-246.
- Kuno, E. (1981) Dispersal and the persistence of populations in unstable habitats: a theoretical notion. *Oecologia* 49:123-126.
- 久野英二 (1986) 個体群動態研究法 I. 個体数推定法 共立出版.
- Lawton, J. H. (1978) Host-plant influences on insect diversity: the effects of space and time. p.105-125. In L. A. Mound and N. Waloff (eds.) *Diversity of insect faunas. Symposia of the Royal Entomological Society of London, Volume 9*. Blackwell, Oxford.
- Lawton, J. H. (1984) Herbivore community organization: General models and specific tests with phytophagous insects. p.321-352. In Price, P. W., C. N. Slobodkinoff and W. S. Gaud (eds) *A new ecology:*

- novel approaches to interactive systems*. Wiley, N.Y.
- Lawton, J. H. and D. R. Strong, Jr. (1981) Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.* 118:317-338.
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Princeton.
- Masaki, S. (1956) The response of a "short-day" insect to certain external factors: The induction of diapause in *Abraxas miranda* Butler. *Japan. J. Appl. Entomol. Zool.* 2:285-94.
- 正木進三 (1974) 昆虫の生活史と進化. コオロギはなぜ秋に鳴くか? 中公新書.
- Masaki, S. (1978) Seasonal and latitudinal adaptations in the life cycle of crickets. P. 72-100. In H. Dingle (ed.) *Evolution of insect migration and diapause*. Springer-Verlag, N.Y.
- 正木進三 (1981) 季節適応の進化. p.143-156. 石井象二郎編 昆虫学最近の進歩. 東京大学出版. 東京.
- Masaki, S. (1980) Summer diapause. *Ann. Rev. Entomol.* 25:1-25.
- Masaki, S. and T. Sakai (1965) Summer diapause in the seasonal life cycle of *Mamestra brassicae* Linne (Lepidoptera: Noctuidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 9:191-205.
- May, R. M. (1974) Ecosystem patterns in randomly fluctuating environments. p.1-50. In S. A. Levin (ed) *Progress in Theoretical Biology* 3. Academic Press, N.Y.
- Michiels, N. K. and A. A. Dhondt (1991) Characteristics of dispersal in sexually mature dragonflies. *Ecol. Entomol.* 16:449-459.
- Miller, E. R. and Dingle, H. (1982) The effect of host plant phenology on reproduction of the milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus*, in tropical Florida. *Oecologia* 52:97-103.
- Mooney, H. A., P. R. Ehrlich, D. E. Lincoln, and K. S. Williams (1980) Environmental controls on the seasonability of a drought deciduous shrub, *Diplacus aurantiacus* and its predator, the checherspot butterfly, *Euphydryas chalcedona*. *Oecologia* 45:143-146.
- 森下正明 (1950) ヒメアメンボの棲息密度と移動 動物集団についての観察と考察. 京大理動物生理生態研究業績 No.65 149pp.
- Nagasaka, K. (1988) A new host of *Vibrissina turrita* (Diptera: Tachinidae) in Kyoto, Japan. *Kontyu* 56:522.



- 内藤親彦 (1989) カブラハバチの生物学 1. カブラハバチ概説. 遺伝 43(1) : 80-85.
- Nakamura, K. and T. Ohgushi (1979) Studies on the population dynamics of a thistle-feeding lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (Kono) in a cool temperate climax forest I. The estimation of adult population parameters by the marking, release and recapture method. *Res. Popul. Ecol.* 20:297-314.
- 西田律夫・常喜豊 (1989) カブラハバチの生物学 4. カブラハバチの化学生態学. 遺伝 43(4) : 96-100.
- Ohara, Y., K. Nagasaka and N. Ohsaki (投稿中) Warning coloration in sawfly *Athalia rosae* larva and concealing coloration in butterfly *Pieris rapae* larva feeding on similar plants evolved through individual selection. *Res. Popul. Ecol.*
- Ohgushi, T. and H. Sawada (1981) The dynamics of natural populations of a phytophagous lady beetle, *Henosepilachna pustulosa* (Kono) under different habitat conditions. I. Comparison of adult population parameters among local populations in relation to habitat stability. *Res. Popul. Ecol.* 23:94-115.
- Ohkubo, A. (1980) *Diffusion and ecological problems: mathematical models.* Springer-Verlag, N.Y.
- Ohsaki, N. (1979) Comparative population studies of three *Pieris* butterflies, *P. rapae*, *P. melete* and *P. napi*, living in the same area. I. Ecological requirements for habitat resources in the adults. *Res. Popul. Ecol.* 20:278-296.
- Ohsaki, N. (1980) Comparative population studies of three *Pieris* butterflies, *P. rapae*, *P. melete* and *P. napi*, living in the same area. II. Utilization of patchy habitats by adults through migratory and non-migratory movement. *Res. Popul. Ecol.* 22:163-183.
- Ohsaki, N. and Y. Sato (印刷中) Foodplant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and intrinsic quality of food plants. *Ecology*
- Oku, T. (1983) Aestivation and migration in *Noctuid* moths. Brown, V.K. and Hodek, I. (eds.) *Diapause and life cycle strategies in insects.* p.219-231. Dr. W. Junk Publishers.



- 奥谷禎一 (1967) 日本産広腰垂目(膜翅目)の食草II 応動昆 11:90-99.
- Phillips, P. A. and Barnes, M. M. (1975) Host race formation among sympatric apple, walnut, and plum populations of the codling moth, *Laspeyresia pomonella*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 68:1053-60.
- Pianka, E. R. (1970) On r and K selection. *Am. Nat.* 104:592-597.
- Price, P. W. (1984) Alternative paradigms in community ecology. p.353-383. In Price, P. W., C. N. Slobodkin and W. S. Gaud (eds) *A new ecology: novel approaches to interactive systems*. Wiley, N.Y.
- Price, D. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPheren, J. N. Thompson, and A. E. Weis (1980) Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivore and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:41-65.
- Rausher, M. D. (1980) Host abundance, juvenile survival, and oviposition preference in *Battus philenor*. *Evolution* 34:342-355.
- Rausher, M. D. (1981) Host plant selection by *Battus philenor* butterflies: The roles of predation, nutrition, and plant chemistry. *Ecological Monographs* 51:1-21.
- Ricklefs, R. E. (1990) *Ecology 3rd edition*. W.H. Freeman and Company. N.Y.
- Risch, S. (1981) Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. *Ecology* 62:1325-1340.
- Roff, D. (1980) Optimizing development time in a seasonal environment: The 'ups and downs' of clinal variation. *Oecologia* 45:202-208.
- Roff, D. (1983) Phenological adaptation in a seasonal environment. A theoretical perspective. p.253-270. In Brown, V. K. and I. Hodek (eds.) *Diapause and life cycle strategies in insects*. Dr. W. Junk Publisher.
- Root, R. B. (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Blossica oleracea*). *Ecological Monographs* 43:95-124.
- Saringer, G. (1984) Relationship between the photoperiod and the diapause of endoparasites of *Athalia rosae*. *Acta Agronomiae Acad. Sci. Hung.* 33:57-58.
- Seber, G. A. F. (1962) The multi-sample single recapture census. *Biometrika* 49:339-349.

- Singer, M. C., D. Ng, and C. D. Thomas (1988) Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single insect population. *Evolution* 42:977-985.
- Solbreck, C. (1978) Migration, diapause and direct development as alternative life histories in a seed bug, *Neocoryphus bicrucis*. p.191-195. In H. Dingle (ed.) *Evolution of Insect Migration and Diapause*. Springer-Verlag, N.Y.
- Southwood, T. R. E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.* 46:337-365.
- Southwood T. R. E. (1987) Habitat and insect biology. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 33:211-214.
- Southwood, T. R. E., R. M. May, M. P. Hassell and G. R. Conway (1974) Ecological strategies and population parameters. *Am. Nat.* 18:791-804.
- Sota, T. (1985) Limitation of reproduction by feeding condition in a carabid beetle, *Carabus yaconinus*. *Res. Popul. Ecol.* 27:171-184.
- Stearns, S. C. (1976) Lifehistory tactics: A review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51:3-47.
- Stearns, S. C. (1977) The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the idea. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:145-171.
- Stearns, S. C. (1981) On measuring fluctuating environments: predictability, constancy and contingency. *Ecology* 62:185-199.
- Strong, D. R., J. H. Lawton and T. R. E. Southwood (1984) *Insects on plants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Takafuji, A., P-M. So, and N. Tsuno (1991) Inter-and intra- population varivations in diapause attribute of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch, in Japan. *Res. Popul. Ecol.* 33:331-344.
- Tauber, C. A. and M. J. Tauber (1981) Insect seasonal cycles: genetics and evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:281-308.
- Tauber, C. A., M. J. Tauber and S. Masaki (1986) *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press, N.Y.
- Taylar, L. R. (1977) Migration and the spatial dynamics of an aphid, *Myzus persicae*. *J. Anim. Ecol.* 46:411-423.



- Thompson, J. N. (1988) Variation in preference and specificity in monophagous and oligophagous swallowtail butterflies. *Evolution* 42:118-28.
- Tuji N. and N. Yamamura (1992) A simple evolutionary model of dormancy and dispersal in heterogeneous patches with special reference to phytophagous lady beetles: I. stable environments. *Res. Popul. Ecol.* 34:77-90.
- Turchin, P. (1991) Translating foraging movement in heterogeneous environments into the spatial distribution of foragers. *Ecology* 72:1253-1226.
- Turlings, T. C., J. H. Tumlinson, and W. J. Lewis (1990) Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250:1251-53.
- Uchida, T. (1936) Drei neue Gattungen sowie acht neue und fuenf unbeschriebene Arten der Ichneumoniden aus Japan. *Ins. Mats.* 10:111-121. (in Germany)
- Vepsäläinen, K. (1978) Wing dimorphism and diapause in *Berris*: determination and adaptive significance. p.195-218. In H. Dingle (ed.) *Evolution of Insect Migration and Diapause*. Springer-Verlag, N. Y.
- Via, S. (1984) The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. I. Genotype-environmental interaction in larval performance on different host plant species. *Evolution* 38:881-895.
- Via, S. (1986) Genetic covariance between oviposition preference and larval performance in an insect herbivore. *Evolution* 40:778-785.
- Via, S. (1990) Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: The experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Ann. Rev. Entomol.* 35:421-46.
- Waloff, Z. (1972) Orientation of flying locusts (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in migrating swarms. *Bull. Ent. Res.* 62:1-72.
- Wiens, J. A. (1977) On competition and variable environments. *Am. Sci.* 65:590-597.
- Wiens, J. A. (1984) Resource systems, populations and communities. p.397-436. In Price, P. W., C. N. Slobodkinoff and W. S. Gaud (eds) *A new ecology: novel approaches to interactive systems*.



Wiley, N.Y.

- Wolda, H. (1988) Insect seasonality: Why? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19:1-18.
- Yasumatu, K. and C. Watanabe (1965) *A tentative catalogue of insect natural enemies of injurious insects in Japan*, 2. ELKU. Fukuoka.